

ESSAI MONOGRAPHIQUE SUR LES *PHASIINAE*

(Diptères Tachinaires parasites d'Hétéroptères)

par CLAUDE DUPUIS

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| AVANT-PROPOS | 3 |
| CHAPITRE PREMIER - Techniques et méthodes d'étude | 11 |
| CHAPITRE II - Diversité et homogénéité des <i>Phasiinae</i> | 32 |
| CHAPITRE III - Esquisse d'une classification des <i>Phasiinae</i> | 67 |
| CHAPITRE IV - Les espèces ouest-paléarctiques et leurs hôtes | 94 |
| CHAPITRE V - Les <i>Phasiinae</i> dans le milieu naturel | 133 |
| CHAPITRE VI - Sexualité; physiologie de la reproduction | 172 |
| CHAPITRE VII - Les comportements de ponte | 209 |
| CHAPITRE VIII - Développement de l'œuf et élosion | 242 |
| CHAPITRE IX - Développement larvaire et nymphal | 268 |
| CHAPITRE X - Interactions dans le couple hôte/parasite | 311 |
| CHAPITRE XI - Ennemis naturels des <i>Phasiinae</i> | 356 |
| CHAPITRE XII - Éléments de la spécificité parasitaire | 384 |
| RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES | 409 |
| INDEX DES TRAVAUX CITÉS | 417 |
| TABLE DES ILLUSTRATIONS | 453 |
| TABLE DES MATIÈRES | 454 |

AVANT-PROPOS

La sous-famille *Phasiinae* constitue l'une des divisions classiques des Diptères Tachinaires; elle compte, dans toutes les grandes régions biogéographiques, de nombreuses espèces actuellement réparties dans quelque deux cents genres valables.

Le premier de ces genres fut reconnu par FABRICIUS (1798 : 548) qui lui appliqua le nom de *Thereva*, déjà employé par LATREILLE (1796 : 167) pour de tout autres Diptères. En raison de cette homonymie, LATREILLE (1804 : 195) a créé pour « les Thérèves de M. FABRICIUS » le nouveau genre *Phasia*, dont ROBINEAU-DESVOIDY (1830 : 25, 280) a fait le type de sa tribu *Phasiinae*.

L'éthymologie de *Phasia*, du grec φάσις (vision, apparition), n'a jamais reçu d'explication. J'y vois une allusion à l'apparence spectaculaire des mâles de *Phasia* sensu R. D. (= *Ectophasia* Town.) lorsque, posés en plein soleil sur une ombelle blanche, ils déploient verticalement leurs grandes ailes tachetées de noir et découvrent ainsi les riches couleurs de leur abdomen.

Malgré leur relative abondance et leur réelle beauté, et bien qu'ils aient de longue date attiré l'attention des naturalistes, les *Phasiinae* ne sont cependant pas mieux connus que les autres Tachinaires, bien au contraire.

Les Tachinaires sont, en effet, des Diptères d'étude systématique difficile et notre connaissance des aspects simplement descriptifs de leur histoire naturelle demeure encore très insuffisante. Je n'en veux pour exemple que l'absence de données sur les hôtes d'au moins la moitié des espèces paléarctiques, récemment mise en lumière par le travail de HERTING (1960).

Quant aux *Phasiinae*, la situation s'aggrave du fait que leur biologie n'a jamais tenu, dans les ouvrages didactiques ou de référence, une place en rapport avec son intérêt. Il s'ensuit, jusque dans des travaux originaux, dont certains contemporains, de sérieuses erreurs ou imprécisions dont voici quelques exemples typiques :

La légende de la phytophagie des larves de *Cylindromyia* est encore accréditée par KALTENBACH (1874 : 33) - GIRSCHNER (1888) introduit une confusion des deux espèces européennes d'*Ectophasia* qui dure encore - NAMBEU (1909 : 6) prend des œufs de *Phasiinae* adhérent à des *Eurydema* et *Graphosoma* pour les œufs de ces punaises mêmes, auxquelles il prête les habitudes de ponte des Coréides du genre *Phyllomorpha* - GASCHEN (1926 : 350) donne la larve d'un *Phasiinae* comme « fixée dans la cavité générale » de l'hôte *Dieranocephalus agilis* - MICHALK (1935 : 134) et CLANCY (1946 a : 328) confondent la crypte respiratoire des œufs avec le micropyle - YANG

(1939 : 14) figure une larve 111 parasite d'*Urochela distincta* Dist. (*Urostylidae*) et la considère comme une puppe d'Hyménoptère - FEDOTOV (1947 : 53) pense que les *Allophorina* pourraient coller leur œuf sur l'hôte, comme les *Ectophasiina* et, dans certains cas, former une puppe dans l'hôte - RUBTZOV (1947 : 96) prend l'ornementation du stigmaté inétothoracique des hôtes pour un œuf d'*Helomyia* - SMITH & FINLAYSON (1950 : 100) déterminent une larve d'*Acemgiina* acridophage sous un nom de *Phasiinae* - BELANOVSKY (1951 : 34,170) se fait l'écho de la légende du parasitisme des *Weberia* chez les Carabiques, voire chez leurs larves; il fonde sur une légende tout aussi erronée le nouveau genre *Cassidocida* (heureusement préemployé) pour un authentique *Phasiinae* (i.e. : 186), etc.

La possibilité d'inexactitudes aussi flagrantes tient, me semble-t-il, à l'insuffisance des données elles-mêmes, mais aussi à l'absence de toute mise au point, ancienne ou récente, sur la question.

Sans doute peut-on, par des recherches bibliographiques approfondies, réunir nombre de notes et plusieurs mémoires consacrés à divers aspects de la biologie de ces mouches. Il s'agit toujours, néanmoins, de données fort lacunaires, issues d'observations partielles ou fortuites et non d'une recherche systématique.

Il m'a paru peu utile, en ces conditions, de donner un historique détaillé des découvertes qui se sont succédées sans ligne directrice dans les divers domaines qui font l'objet des chapitres suivants. Je préciserai ultérieurement, toutes les fois qu'il y aura lieu, l'apport de mes devanciers et il me suffira d'évoquer, dans cet Avant-Propos, les travaux les plus marquants et les plus récents.

L'on retiendra que les précurseurs (DUFOR 1827, KÜNCKEL 1868) ont surtout fait connaître des hôtes et quelques points de la biologie des larves (siphon respiratoire, hivernage dans l'hôte), mais qu'il a fallu attendre les travaux de NIELSEN (1909, 1916) pour qu'apparaissent les premières descriptions utilisables de larves.

PANTEL (1910, 1912), à qui l'on doit nombre de notions et de termes classiques, n'a que fort peu étudié les *Phasiinae* dans ses belles « Recherches sur les Diptères à larves entomobies ». Malgré le caractère conjectural de certaines, ses quelques données sur les œufs, la reproduction et l'action sur l'hôte sont cependant demeurées longtemps les seules que l'on puisse invoquer.

Jusqu'à la fin de la Seconde Guerre Mondiale, en effet, les acquisitions sur la biologie des *Phasiinae* se limitent, le plus souvent, à des mentions d'hôtes nouveaux d'après des élevages occasionnels, ou à des spéculations de praticiens sur des taux de parasitisme assez peu significatifs.

Les observations plus détaillées de DRAKE (1920), WORTHLEY (1924), KHELEBNIKOVA (1927), MICHALK (1933 à 1940), HARGREAVES & TAYLOR (1938), OTTEN (1910, 1943) et TAYLOR (1945) n'en sont que plus notables.

Mais ce sont les publications de BEARD (1910 a, b, 1942) qui, pour la première fois, témoignent d'une intention de recherche exhaustive. Malheureusement, elles n'intéressent que la seule espèce *Trichopoda pennipes* (F.) dans ses rapports avec un seul hôte. De plus, BEARD, négligeant les données des auteurs européens sur le groupe, n'a envisagé ni l'unité, ni la diversité des *Phasiinae*. Au terme de son « project », l'auteur s'est livré à de tout autres investigations et son travail demeure privé de données sur l'écologie, l'éthologie, l'incubation, les mues, les causes d'échec du parasitisme, etc.

Les progrès ultérieurs de la connaissance des *Phasiinae* ont surtout été marqués, depuis une quinzaine d'années, par les travaux de chercheurs russes et par mes propres Contributions, les uns et les autres procédant d'ailleurs d'un esprit fort différent.

Les travaux des auteurs russes contemporains sur les *Phasiinae* sont un aspect, en quelque sorte accessoire, des investigations de toutes sortes entreprises sur la punaise des céréales, *Eurygaster integriceps* Puton, notamment par l'Institut Severtzov de Morphologie Animale de l'Académie des Sciences de l'URSS et par l'Institut pour la Protection des Végétaux de l'Académie Lénine d'Agriculture.

Les seuls *Phasiinae* étudiés sont ceux qui parasitent ce Scutelleride dans le Sud de l'Union Soviétique et les travaux correspondants manquent d'information diptérologique, de données comparatives et, dans une certaine mesure, d'unité.

Les belles études de ROHDENDORF (1947) et de RUBTZOVA (1947, 1951) sur la taxinomie, les larves et les genitalia des *Phasiinae* sont les seuls travaux dus à des Diptéristes.

Les importantes observations biologiques de FEDOTOV (1944, 1947), fondées sur une connaissance très exacte de l'hôte, souffrent de l'étude insuffisante des larves des parasites.

Les données d'ALEXANDROV (1948), KAMENKOVA (1956) et SCHUMAKOV (1958) apportent nombre de faits positifs mais relèvent de préoccupations assez étroitement agronomiques d'où, notamment dans le second travail cité, de graves erreurs de déterminations et d'appréciations.

La note de TCHERNOVA (1947) sur l'anatomie génitale des ♀♀ de quelques espèces et l'étude récente de la biologie de *Chryseria helluo* par VIKTOROV (1960) échappent à cette critique et marquent un progrès décisif dans la conception même des recherches.

J'ai pris connaissance de tous ces travaux et de quelques autres moins importants, *in extenso*, dans leur langue originale et je les cite ci-après, toutes les fois qu'il est nécessaire, ce qui permettra d'en apprécier exactement l'intérêt (1).

Mes propres Contributions (ci-après citées comme « Contr. I, II, etc. ») furent entreprises en 1946 comme un inventaire des *Phasiinae* en fonction de leurs hôtes qui m'étaient, à l'époque, mieux connus que les mouches elles-mêmes.

Il ne m'appartient pas de donner ici l'analyse de ces publications. échelonnées de 1947 à 1961, sinon pour souligner l'évolution de mes préoccupations dans le sens d'une connaissance aussi complète que possible de la taxinomie et de la biologie des Diptères considérés.

Dans mon mémoire de Diplôme d'Études Supérieures (Contr. III, IV), j'ai relaté longuement mes premières observations, sans suspecter encore les difficultés - et notamment les préalables taxinomiques - de l'étude entreprise.

(1) L'importance que j'attache à ces travaux, malgré les limitations dont ils sont marqués, est attestée par le soin que j'ai pris de les faire connaître, en les citant dans toutes mes Contributions et dans un article spécial (DUPUIS 1948), et en communiquant leurs références, analyses ou traductions à des revues bibliographiques ou à des collègues (cf. *Zoological Record, Insecta*, vol. 88 [1951] 1953 : 12, 52, 101, 118, etc.; *l'Année Biologique*, 1948-51; *МЕСНИК* 1952 : 149 n. 1).

Après deux nouveaux mémoires (Contr. VIII et XV), destinés à faire connaître les larves des *Allophorina* et *Leucostomatina*, et après deux essais quelque peu prématurés sur la spécificité parasitaire (Contr. V et VII), je me suis attaché à une meilleure connaissance taxinomique des espèces, sans laquelle je constatais le caractère incertain des données biologiques (Contr. XI, XII, XIII, XVI, XVIII, XIX, XXI, XXIV).

Simultanément, j'ai entrepris, par voie expérimentale, l'étude des faits que les observations dans la nature et les dissections – les unes et les autres toujours poursuivies sans relâche – ne permettaient guère de mettre en évidence.

Mais, à l'exception de notes très sommaires (Contr. XVII, XX, XXIII), les résultats de mes recherches biologiques depuis 1953 sont demeurés inédits; sur les instances de mes Maîtres et de mes Amis, je me résous aujourd'hui à les livrer à la publication.

Étant donné la méconnaissance générale de la biologie des *Phasiinae*, il m'a semblé utile de placer cet apport original dans un cadre documentaire et critique qui puisse constituer la mise au point qui faisait jusqu'alors défaut.

J'ai choisi, à cette fin, d'examiner méthodiquement les principaux points *actuellement accessibles* de l'histoire naturelle de ces mouches. En effet, à mon avis, la tâche primordiale des Tachinologistes demeure, de nos jours encore, avant toute recherche plus ambitieuse, d'établir et de coordonner le maximum de faits précis concernant la systématique, la morphologie préimaginale, les hôtes, l'écologie, l'éthologie, la reproduction et le développement des Diptères qu'ils étudient.

J'ai classé mes résultats et les informations utilisables en 12 chapitres traitant successivement : des techniques et méthodes d'étude – de la diversité morphologique et de l'homogénéité biologique des *Phasiinae* – de la classification de ces mouches – des espèces ouest-paléarctiques et de leurs hôtes – des *Phasiinae* dans le milieu naturel – de la sexualité et de la physiologie de la reproduction – des comportements de ponte – du développement de l'œuf et de l'éclosion – du développement larvaire et nymphal – des interactions dans le couple hôte/parasite – des ennemis naturels des *Phasiinae* – des éléments de la spécificité parasitaire.

Cet ordre procède des faits eux-mêmes.

Il était impossible d'aborder l'étude des *Phasiinae* sans un minimum d'informations sur les techniques à employer et dont aucun auteur n'a, jusqu'ici, traité. De même, convenait-il de préciser quelques points essentiels de la difficile taxinomie des *Phasiinae* et de leur morphologie aux divers stades de développement. Enfin, il était indispensable d'exposer les progrès récents ou inédits de la taxinomie des espèces paléarctiques sur lesquelles j'ai travaillé et les enrichissements également nouveaux des listes de leurs hôtes.

Ces questions font l'objet de mes Chap. I à IV.

Dans les suivants, j'ai examiné la biologie imaginaire et larvaire des *Phasiinae*. Ces Diptères, parasites protéliens⁽¹⁾ comme toutes les Tachinaires, mènent, au stade imaginal, une existence libre, profondément différente de celle des stades larvaires qui dépend de l'hôte. Jusqu'à présent, le phéno-

(1) Le mot est GAULLERY (1922: 136).

mène du parasitisme a beaucoup plus retenu l'attention sur ces Diptères que leur vie au stade libre.

En raison des lacunes qu'une telle attitude entraîne, j'ai jugé indispensable de consacrer à la biologie imaginale trois chapitres de mon exposé. Le Chap. V intéresse la biologie — trop souvent négligée — de l'imago dans la nature; les deux suivants traitent de la reproduction, du point de vue anatomo-physiologique d'abord (Chap. VI) et du point de vue parasitologique (comportements de ponte) ensuite (Chap. VII).

Le développement préimaginal fait l'objet des deux chapitres descriptifs VIII et IX, dont le premier concerne le développement de l'œuf et les aléas de l'infestation de l'hôte, et le suivant la vie larvaire et post-larvaire.

Les données acquises sur la biologie larvaire permettent l'étude, au Chap. X, des interactions qui s'exercent dans le couple Hétéroptère/*Phasiinae*.

Le Chap. XI traite des ennemis naturels des *Phasiinae*, à peu près inconnus jusqu'alors et au premier rang desquels figurent les *Phasiinae* eux-mêmes.

Le Chap. XII est consacré aux éléments les plus importants d'où résulte la spécificité parasitaire de ces mouches; ces éléments tiennent soit à la biologie imaginale, soit à la biologie larvaire et leur examen supposait les connaissances acquises dans les autres chapitres.

Préalablement à l'exposé des faits, je tiens à remercier ici les éminentes personnalités qui ont guidé et encouragé mon travail au Muséum, à la Sorbonne et à Richelieu, ainsi que les collègues et amis qui m'ont prêté leur concours.

Mon Maître, Monsieur R. Ph. DOLLFUS, Directeur honoraire à l'École des Hautes Études et au Centre National de la Recherche Scientifique, a, depuis toujours, suivi et facilité mes recherches entomologiques et parasitologiques de toute son attention et de toute sa bienveillance. Je lui dois d'avoir pu préparer ce travail, comme ceux qui l'ont précédé, en toute indépendance d'esprit et avec toutes les facilités matérielles offertes par son laboratoire. Mais je lui dois plus encore : naturaliste et zoologiste d'une érudition incomparable, il m'a appris que nulle étude, si habile soit-elle, n'avait de valeur durable si elle ne reposait, avant tout, sur des faits précis et contrôlés, des déterminations rigoureuses et une solide information. Il m'a montré, en outre, que la connaissance de l'esprit et de la lettre des classiques de la Zoologie descriptive et systématique était le fondement historique et méthodologique de toute vraie culture zoologique.

Je lui dédie ma Thèse, en témoignage d'estime, de reconnaissance et d'affection.

Le regretté Professeur É. BRUMPT, fondateur de la Station Expérimentale de Richelieu (Indre-et-Loire), a imprimé une orientation décisive à mon travail en m'encourageant dans l'étude des parasites d'Hétéroptères; il a parrainé mes premières publications et m'a enseigné, par l'exemple vivant de ses propres travaux, que l'étude des parasites requiert obligatoirement une connaissance approfondie de l'histoire naturelle de leurs hôtes.

C'est grâce à cet éminent savant et à la bienveillance de son successeur, le Professeur H. GALLIARD, que j'ai pu, chaque année depuis 1946, effectuer à Richelieu une part capitale de mes observations et la récolte de la majeure partie du matériel étudié.

Monsieur le Recteur J. SARRAILLI, Membre de l'Institut, n'a cessé de favoriser l'activité de la Station Expérimentale du Domaine de l'Université de Paris à Richelieu; il m'a fait le très grand honneur de s'intéresser person-

nellement à mon travail dont il a permis la publication *in extenso*; je le prie respectueusement d'accepter l'expression de ma très profonde et très reconnaissante gratitude.

Monsieur le Professeur R. HEIM, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum, a bien voulu considérer mon travail avec la même faveur; je lui en exprime toute ma très sincère et dévouée reconnaissance.

Monsieur le Professeur L. FAGE, Membre de l'Institut, a bien voulu accepter de présenter à l'Académie des Sciences les notes préliminaires portant résultat de mes travaux expérimentaux et, en ces occasions, me prodiguer les plus utiles conseils; je le prie d'agréer l'assurance de toute ma respectueuse gratitude.

Monsieur le Professeur A. S. BALACHOWSKY, qui fut, de longues années durant, mon « parrain » au Centre National de la Recherche Scientifique, s'est toujours intéressé de très près à mes travaux entomologiques; il m'a communiqué de précieux matériaux et la publication du présent mémoire doit beaucoup à ses avis et à son instance. Je le prie de trouver ici l'assurance de mes remerciements très dévoués.

Monsieur le Professeur P. VAYSSIÈRE a beaucoup contribué à l'écllosion de ma vocation d'entomologiste en me permettant, il y a plus de seize ans, de m'initier à la connaissance des Hétéroptères; il n'a cessé depuis, en toutes circonstances, de me marquer sa bienveillance et de favoriser mon activité scientifique. Je me fais un très agréable devoir de lui en exprimer ici toute ma profonde reconnaissance.

Mon collègue J. CARAYON me permettra d'évoquer nos amicales conversations sur les aspects les plus divers de l'histoire naturelle des Hétéroptères, échanges de vues dont le présent travail porte la marque en plus d'un point.

Je dois à mes amis de l'association « les Naturalistes Parisiens » l'acquisition d'une expérience de botaniste et de naturaliste en général dont le présent travail m'a permis de mesurer tout l'intérêt; j'ai pu, en outre, utiliser largement le bulletin de l'association pour la publication de plusieurs de mes précédentes Contributions et je me fais un plaisir de souligner ici les services ainsi rendus aux sciences biologiques par une association de naturalistes amateurs.

Mademoiselle J. LAURENT, biologiste adjoint au CNRS a consacré beaucoup de soins à la préparation du manuscrit de ce mémoire et, en maintes circonstances, à l'indexation des matériaux d'étude, à la préparation des procès-verbaux d'expérience et à la réunion de la documentation utilisée. Je tiens à témoigner ici de la qualité de sa collaboration.

Depuis l'époque où je soutins, sous la présidence du Professeur É. RABAUD, un Diplôme d'Études Supérieures déjà consacré à la biologie des *Phasinae*, l'enseignement, l'exemple et les travaux de mes maîtres de la Sorbonne m'ont constamment servi de références dans l'élaboration de mes propres recherches. Je suis donc très heureux de pouvoir aujourd'hui présenter à leur jugement ce travail auquel la formation qu'ils m'ont donnée a une part essentielle.

Monsieur le Professeur P. P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, m'a fait le très grand honneur d'accepter de présider le jury chargé d'examiner mon travail de Thèse; en cette qualité, il a bien voulu me prodiguer, pour la préparation de ce mémoire, maints précieux conseils, fruits d'une longue expérience de pédagogie et d'entomologiste; je le prie d'accepter l'expression très sincère de ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur B. POSSOMPÈS qui suit depuis toujours mon activité de zoologiste, s'est intéressé à mon travail de Thèse avec une sollicitude toute particulière; je lui dois des avis fort utiles et je lui sais particulièrement gré d'avoir bien voulu accepter de présenter le rapport concernant mon mémoire; je le prie de trouver ici l'assurance de toute ma très vive reconnaissance.

Monsieur le Professeur J. BERGERARD a toujours accordé à mes recherches sur les Diptères et les Hétéroptères une attention particulièrement avertie; il a très volontiers accepté de faire partie du jury de ma Thèse et je lui dois le sujet de la question posée par la Faculté; je lui en exprime tous mes très sincères remerciements.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| INTRODUCTION | 11 |
| A - ÉTUDE A PARTIR DES HÔTES | 12 |
| 1 - Éléments de la connaissance des hôtes. | 13 |
| 2 - Examen externe des hôtes. | 13 |
| 3 - Dissection des hôtes. | 15 |
| 4 - Élevage des larves parasites | 17 |
| 6 - Méthode ascendante d'identification des matériaux | 18 |
| B - ÉTUDE A PARTIR DES IMAGOS DE <i>Phasiinae</i> | 19 |
| 1 - Utilisation des imagos de collection | 19 |
| 2 - Utilisation des imagos vivants | 20 |
| 3 - Utilisation des œufs vivants | 21 |
| 4 - Infestation contrôlée <i>in vitro</i> | 22 |
| 5 - Méthode descendante d'identification des matériaux | 23 |
| C - PRÉPARATION DES MATÉRIAUX | 23 |
| 1 - Le milieu de Berlese | 23 |
| 2 - Préparation des œufs | 25 |
| 3 - Préparation des larves et exuvies | 25 |
| 4 - Préparations diverses | 26 |
| D - LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ ET SON INDEXATION | 26 |
| E - DOCUMENTATION ET CITATIONS | 28 |
| 1 - Utilité d'une documentation exhaustive | 28 |
| 2 - Travaux utilisés et citations | 29 |
| RÉSUMÉ | 31 |

INTRODUCTION

Les recherches concernant la systématique, la morphologie préimaginale, les hôtes, l'écologie, l'éthologie et le développement des Tachinaires ne font appel à aucune méthode compliquée ou délicate. Encore doit-on les conduire de manière à recueillir des données aussi complètes, significatives et comparatives que possible, c'est-à-dire relatives à des faits biologiques divers étudiés sur de nombreux cas, dans la plupart des espèces.

Comme on l'a vu en Avant-Propos, ce souci d'exhaustivité n'a guère animé, jusqu'alors, les recherches des Tachinologistes; *ipso facto*, nul d'entre eux n'a jamais exposé – sinon par bribes – comment réunir méthodiquement les données fondamentales nécessaires. Le chapitre méthodologique de TOWNSEND (Man. I : 228-269) s'adresse surtout aux taxinomistes.

Je crois donc utile de préciser, en dépit de leur simplicité de principe, les techniques que j'ai mises en œuvre pour étudier les *Phasiinae* et qui me paraissent susceptibles d'application à bien d'autres Tachinaires.

Les techniques proprement parasitologiques (dissections, élevages, infestations contrôlées) des investigations sur les *Phasiinae* s'adaptent, évidemment, à la nature des questions considérées (action sur l'hôte, développement, spécificité parasitaire). Cependant, les *Phasiinae* présentant, en fait, deux phases d'existence radicalement distinctes, l'une imaginaire et libre, l'autre préimaginaire et liée à l'hôte Héteroptère, les techniques diffèrent surtout selon le matériel dont on part.

Ainsi, lorsqu'on étudie ces Diptères à partir des hôtes, la connaissance des stades larvaires résulte de dissections et d'un examen morphologique remontant de l'imago à l'œuf, tandis que, lorsqu'on les étudie à partir des imagos, cette connaissance procède d'expérimentations de l'œuf à l'imago.

Je consacrerai donc deux sections distinctes à l'exposé des techniques parasitologiques, en mettant l'accent sur les dissections dans la première (Sect. A : étude à partir des hôtes) et sur l'expérimentation dans la suivante (Sect. B : recherches fondées sur l'imago).

Dans les deux cas, les matériaux sont passibles de techniques de préparations souvent identiques qui seront examinées dans une troisième section.

La nature, l'importance et la provenance du matériel étudié seront indiquées dans la Sect. D où je préciserai comment j'ai indexé un matériel abondant et fort divers.

Il m'a paru enfin nécessaire de clore ce chapitre par les quelques remarques de la Sect. E concernant la recherche, l'utilité et la citation des documents bibliographiques mis en œuvre.

Certaines techniques particulières ne figurant pas ici seront exposées dans les chapitres auxquels elles se rapportent (expériences de choix de l'hôte – cf. Chap. XII, notation des positions d'œufs sur l'hôte – cf. Chap. VII, etc.).

A — ÉTUDE A PARTIR DES HÔTES

Pour étudier avec profit les Tachinaires en partant de leurs hôtes, il est indispensable de posséder sur ceux-ci de solides informations dont je rappellerai, tout d'abord, ci-dessous, les éléments principaux.

Les manipulations proprement parasitologiques comprennent l'examen externe et la dissection détaillée des hôtes, ainsi que l'élevage des larves parasites jusqu'à l'imago. En pratiquant conjointement ces trois techniques, j'ai établi une « méthode ascendante » de connaissance des stades préimaginaux des *Phasiinae*, méthode dont aucun auteur ne s'était explicitement avisé.

Les élevages d'imagos, en effet, n'avaient jusqu'alors servi qu'à préciser la parasitofaune des diverses espèces d'Hétéroptères ou encore à établir des « taux de parasitisme », évidemment minorés, puisque, même dans les meilleures conditions, les parasites ne parviennent jamais tous au stade imaginal. (cf. Chap. IX).

1. — ÉLÉMENTS DE LA CONNAISSANCE DES HÔTES

Je ne donne ici que les informations relatives aux Hétéroptères paléarctiques, étant entendu que l'étude des *Phasiinae* d'autres régions exigerait une connaissance similaire des Hétéroptères correspondants.

L'ouvrage de KIRITCHENKO (1951) contient une judicieuse sélection de plus de mille références, classées par matières, sur tous les aspects de la biologie des Hétéroptères. Il me suffira de mentionner quelques points auxquels le parasitologiste doit accorder une attention plus particulière et de renvoyer, pour des références plus nombreuses, à cet ouvrage remarquable.

Les hôtes que l'on dissèque ou dont on élève les parasites doivent être exactement identifiés en ce qui concerne non seulement leur espèce, mais encore leur stade de développement et leur sexe.

On pourra utiliser, pour la détermination des imagos (et la connaissance des distributions géographiques), les Bestimmungstabellen de STICHEL (1955-1962) et également KIRITCHENKO (l. c.). On se servira, pour la détermination des stades en général, de JORDAN (1951), SOUTHWOOD (1956), LESTON & SCUDDER (1956), et, pour celle des stades par espèces, de BOSELLI (1932), TISCHLER (1937), POLIVANOVA (1956), PUTCHKOV & PUTCHKOVA (1956), HALASZFY (1958) et PUTCHKOV (1959).

Le sexe des stades préimaginaux se reconnaît aisément par la dissection, mais aussi d'après les caractères externes (cf. DUPUIS 1947).

Pour relever correctement les positions des œufs de *Phasiinae* sur l'hôte et les orifices de sortie des larves, il est nécessaire de connaître la morphologie des hôtes. Tous les bons manuels sur les Hémiptères renferment des données sur ce point.

L'anatomie de chaque hôte sera étudiée d'après les dissections parasitologiques mêmes; les travaux de KUSKOP (1924), MALOUF (1933), TROUKHANOV (1947), PAWLOWSKI (1960) et POLIVANOVA (1959, 1960) pourront toutefois servir de guides.

L'appréciation de l'état physiologique des hôtes tiendra le plus grand compte de la méthode « morpho-fonctionnelle » de l'étude de leur état interne selon FEDOTOV (1946, 1947 b) et FEDOTOV & BOTCHAROVA (1955) et, d'une façon générale, des travaux de l'école russe sur *Eurygaster integriceps* (v. les quatre tomes du recueil *Vriednaia Tsherepashka* et BALACHOWSKY 1959).

L'écologie, la phénologie, les plantes-hôtes des Hétéroptères seront souvent mieux connues, localement et par des observations personnelles suivies, que d'après les auteurs. On consultera cependant, avec profit : REUTER (1908), BUTLER (1923), GULDE (1921), MICHALK (1938 b), STRAWINSKI (1936, 1953, 1956, 1957 a et b), PENTH (1952), SCHWOERBEL (1957), KIRITCHENKO (1957) et POLIVANOVA (1960).

En ce qui me concerne, j'effectue toutes mes récoltes d'Hétéroptères en m'efforçant de noter, le plus exactement possible, les stations écologiques et plantes-nourricières.

2. — EXAMEN EXTERNE DES HÔTES

L'examen externe des hôtes, préalable à toute dissection, prendra en considération les divers signes extérieurs du parasitisme, la présence d'œufs et les symptômes de départ d'une larve III.

a - Signes extérieurs du parasitisme

Dans nombre de cas, la présence d'une larve de *Phasiinae* dans l'hôte ne se signale par aucune marque extérieure.

En dehors de la présence d'œufs (dans le cas des seuls *Phasiinae* pondant sur l'hôte), les signes suivant n'indiquent guère que la *probabilité* d'un parasite :

- gonflement général de l'abdomen chez les ♂♂ et - au-delà du gonflement de gravidité - chez les ♀♀;
- pygophore des ♂♂ exagérément saillant et pièces génitales des ♀♀ anormalement écartées;
- dérogation aux habitudes écologiques de l'espèce (par exemple hôtes arboricoles trouvés à terre);
- coloration aberrantes ou retards de développement de certains individus par rapport à l'ensemble d'une population;
- traces de traumatismes tégumentaires.

Plus rarement, l'on observera par transparence, sous la cuticule de l'hôte, une exuvie II ou une larve III mobile, symptômes évidemment décisifs.

b - Présence des œufs

Tous les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina*, certains *Trichopodina s. l.* et *Helomyia lateralis* fixent leurs œufs sur le tégument externe de l'hôte.

Dans le cas d'un simple tri des hôtes à garder vivants pour l'élevage des parasites, l'on se contentera, faute de pouvoir soulever assez complètement le scutellum et le pronotum, d'un examen nécessairement grossier. Mais, lors des dissections, l'on devra rechercher, méthodiquement, tous les œufs, en tous points du tégument, y compris dans les positions les plus cachées. Cet examen précédera indispensablement toute autre manipulation susceptible d'altérer la position et l'orientation naturelles des œufs, car celles-ci doivent être notées avec précision (cf. Chap. VII). En outre, la présence de tel ou tel œuf indiquera, en quelque mesure, ce que l'on peut attendre de la dissection de l'hôte, donc la manière de la conduire.

On examinera successivement : la totalité de la face ventrale de l'hôte et ses pattes - la face dorsale apparente - les deux faces des hémélytres et ailes écartées, ainsi que les replis de leurs articulations - la face dorsale des latérotergites et de l'abdomen, y compris la partie cachée sous le scutellum - la face concave du pronotum et la membrane connective pro-mésothoracique - tout le dos du thorax, y compris, latéralement, sous les métapleures, l'articulation membraneuse avec l'abdomen - la face inférieure du scutellum enfin.

Les œufs, vu leur taille (de l'ordre de 0,5 à 1 mm), sont généralement bien visibles; ils adhèrent assez solidement pour être, le plus souvent, présents. On s'efforcera, néanmoins, de déceler la trace d'œufs éventuellement détachés (plaques d'adhérence, trous de pénétration de larves l).

Avant tout prélèvement, pour les raisons et selon la méthode exposées au Chap. VII, les positions et orientations des œufs sur l'hôte seront relevées très exactement.

Le prélèvement de l'œuf n'offre aucune difficulté et peut s'effectuer avec une aiguille qui sert à briser, si nécessaire, le ciment périphérique qui l'unit à l'hôte. L'état apparent de l'œuf à la dissection sera soigneusement noté (cf. Chap. VIII).

c - Lésions dues au départ d'une larve

On prendra note de la région tégumentaire par laquelle la larve III a abandonné l'hôte et des dégâts éventuels concomitants (cf. Chap. IX).

L'abandon d'un hôte ♂ s'effectue très souvent par la membrane entre les urites VII-VIII avec, pour conséquence, le détachement parfois complet du bloc pygophorien. La constatation de tels dommages ne suffit cependant pas à affirmer le départ d'un parasite, car, dans la nature, les dépouilles d'Hétéroptères attaqués par des champignons ou vidés par des fourmis, etc., présentent exactement le même aspect. Il ne semble donc pas que l'on puisse établir sur cette seule base des pourcentages de parasitisme ainsi que l'a fait FEDOTOV (1947 : 53) d'après les données de PAVLIOUKOV (1940).

3. — DISSECTION DES HÔTES

a - Remarques générales

Les hôtes pris vivants dans la nature ne seront disséqués que quelques jours après leur récolte. Ce délai permettra l'incubation des œufs de *Phasiinae* qu'ils pourraient avoir reçu, peu avant la capture, et l'obtention de larves I, particulièrement précieuses pour certaines déterminations. On observera la même précaution si le matériel doit être fixé.

En règle générale, il n'y a pas d'inconvénient à différer une dissection, pourvu que l'on sache de combien de temps et que l'hôte demeure vivant.

L'examen externe une fois effectué, la dissection, quelle que soit la nature des matériaux (hôtes vivants, fraîchement abandonnés par une larve III, fixés, regonflés), sera menée en trois temps : recherche des larves parasites vivantes (ou fixées vivantes), des larves mortes (ou fixées mortes) et, enfin, des exuvies. L'examen de l'état de l'hôte sera conduit simultanément.

Il importe d'observer cet ordre, car ces trois opérations peuvent exiger des milieux différents et le prélèvement et l'examen des larves entières renseignent, dans les cas complexes de parasitisme simultané, sur les exuvies à trouver.

Quinze années de pratique ne permettent d'affirmer que, sauf rares exceptions, toute dissection doit apporter la totalité des éléments parasitologiques présents dans l'hôte. A tout œuf écloso doit correspondre dans l'hôte une larve ou la trace évidente de sa perte et, réciproquement, à toute larve d'une espèce pondant sur l'hôte doit correspondre un œuf ou un trou de pénétration. A toute larve II doit correspondre une exuvie I et à toute larve III (présente ou ayant laissé la trace de son passage dans l'hôte) une exuvie II et une exuvie I. L'hôte conserve la trace d'une infestation, si ancienne soit-elle, de sorte que l'on peut toujours reconstituer son histoire parasitologique, qu'il renferme un ou plusieurs parasites, simultanés ou successifs.

L'on ne peut se permettre de négliger la recherche - souvent longue - de certaines pièces que dans les cas de parasitisme manifestement simple et si tous les stades du parasite considéré sont déjà bien représentés par du matériel antérieur.

b - Recherche des larves vivantes

Cette phase de la dissection, s'il s'agit de matériel frais, sera effectuée dans l'eau physiologique car les larves vivantes se prêtent à un examen extemporané, souvent utile, et se préparent plus facilement; l'étude anatomique de l'hôte en sera également plus aisée.

S'il s'agit de matériel conservé, par exemple dans l'alcool à 70 %, qui convient parfaitement pour ce genre de recherches, la dissection sera effectuée dans l'alcool; les larves vivantes lors de la fixation se reconnaissent, en dépit de leurs formes irrégulières, à leur position normale, à leurs téguments clairs et non altérés et à leurs dimensions et turgescence normales.

Hormis les cas de matériels exceptionnellement rares ou significatifs, la dissection d'hôtes desséchés, même regonflés à l'acide acétique à 50 %, n'est pas à conseiller.

En raison de leur volume par rapport à l'hôte, les larves « vivantes » aux stades II et III sont immédiatement évidentes dans sa cavité générale. Sauf, parfois, au début de stade II, leurs stigmates postérieurs sont maintenus dans le thorax de l'hôte par l'intermédiaire d'une gaine réactionnelle, le « siphon ». On examinera soigneusement les siphons et leurs insertions; un siphon n'enserrant aucune larve indique qu'il faut rechercher une larve morte dans l'hôte, ou les traces de départ d'une larve III; des siphons de dimensions très différentes indiquent des larves d'âge relatif différent.

Les larves I, bien plus petites, sont, le plus souvent, libres dans l'hôte et peuvent alors s'y trouver dans l'abdomen, dans le thorax, ou même dans la tête, mais toujours extérieurement aux viscères.

A cette phase de la dissection, l'on notera le maximum de renseignements relatifs à l'état interne de l'hôte (tube digestif, tubes de Malpighi, gonades, corps gras), si possible en comparaison d'hôtes témoins du même lot; on notera également les traces d'un éventuel abandon de l'hôte par une larve III (siphon vide, cordon de déjection, trou de sortie...).

c - Recherche des larves mortes

Cette phase de la dissection sera facilitée si on l'effectue dans l'alcool ou dans un fixateur alcoolique permettant une dissociation aisée des tissus. Les larves mortes, dans un hôte frais aussi bien que dans un hôte conservé dans l'alcool, sont entières mais présentent souvent des téguments lincés ou tachetés (réaction mélanique, cf. Chap. X); elles ont conservé une forme régulière, mais leurs dimensions n'atteignent pas la normale. De plus, les larves II et III, séparées du siphon, sont libres dans l'abdomen de l'hôte; les larves sans siphon (larves I et, dans certaines conditions, larves II) sont, selon les circonstances, momifiées (c'est-à-dire en tout ou partie noircies et comme desséchées) ou encapsulées (v. Chap. X). Dans ce dernier cas, la réaction mélanique est souvent si intense qu'un éclaircissement et un regonflement dans l'acide acétique s'imposent pour mettre en évidence l'armature bucco-pharyngienne intacte de la larve encapsulée.

Dans les séries d'hôtes où l'encapsulation des larves I s'est produit au point même de leur pénétration dans l'hôte, on aura intérêt à rechercher la larve, immédiatement après l'examen externe de l'hôte, sous le point d'adhérence de l'œuf correspondant.

La recherche des larves mortes est indispensable à la reconnaissance et à l'analyse des cas de parasitisme simultané; elle seule permet de déterminer quelle larve a triomphé de la compétition et de reconstituer complètement l'histoire parasitologique de l'hôte.

d - Recherche des exuvies

Les stades auxquels sont parvenues les larves entières, vivantes ou mortes, déjà trouvées dans l'hôte, indiquent quelles exuvies cette phase de la dissection doit permettre de retrouver.

Les exuvies comportent toujours l'armature bucco-pharyngienne de la larve et une partie plus ou moins importante du tégument et du tégument seul; elles ne subissent aucun encapsulement; il est donc impossible de les confondre avec des larves mortes.

Les exuvies II, assez apparentes, se trouvent le plus souvent vers l'extrémité postérieure de l'abdomen de l'hôte, parmi les lobes du corps gras, les trachées ou les tubes de Malpighi, mais aussi contre l'hypoderme, en général ventralement ou dans la région connexivale.

Les exuvies I adhèrent assez souvent aux siphons des larves plus âgées ou se trouvent à proximité immédiate dans le thorax. Dans les autres cas, leur recherche nécessite un grossissement élevé et l'emploi d'un alcool fort ou d'un fixateur pour rendre certains tissus de l'hôte plus transparents et dilacérables; la dissection dans le milieu de Berlese peut donner d'excellents résultats. L'exuvie I doit alors être recherchée dans les muscles du thorax, dans l'abdomen (région des tubes de Malpighi), plus rarement dans la tête; elle adhère parfois à la larve II elle-même et, dans quelques cas, elle est ingérée par elle-ci.

La recherche des œufs de *Phasiinae* introduits dans l'hôte s'apparente, par sa difficulté, à celle des exuvies. Il est illusoire de chercher le chorion des œufs normalement éclos tant ce chorion est mince. L'on pourra, par contre, retrouver les œufs encapsulés, plus ou moins mélanisés et les larves I en cours de développement dans l'œuf, ainsi que le point d'introduction de l'œuf dans l'hôte, si l'infestation s'est produite au stade même que l'on dissèque.

4. — ÉLEVAGE DES LARVES PARASITES

L'élevage jusqu'à l'imago des larves III issues des hôtes ne présente aucune difficulté. Simplement, afin que tout parasite soit rapporté à son hôte en toute certitude et afin qu'un puparium donné soit déterminable par son imago, il doit s'agir d'un élevage *strictement individuel*.

Après une activité ambulatoire de durée variable, les larves III issues de l'hôte forment spontanément leur puparium, aussi bien dans du sable que dans un récipient de verre sans aucun substrat. On attendra, pour manipuler la pupa avec des pincettes souples, les quelques heures nécessaires pour qu'elle soit totalement durcie et pigmentée. On l'isolera alors, sans sol ni substrat aucun, dans un petit flacon d'où l'imago à l'émergence ne puisse s'échapper, mais où règne en permanence, sans que la pupa soit mouillée, une certaine humidité. J'utilise des fioles d'antibiotiques à couvercle de matière plastique percé de petits trous et j'y place la pupa avec une étiquette portant son numéro. Le flacon fermé et retourné est posé sur quelques billes de verre dans un tube Borrel dont le fond contient de l'eau. Le couvercle de plastique, l'absence de tout substrat dans le flacon et le retournement de celui-ci préviennent toute détérioration des imagos qui n'auraient que trop tendance, à l'émergence, à s'insinuer dans des cotons, papiers filtres et autres. On ferme le tube Borrel avec un carré de tissu et un bracclet élastique, le numéro de la pupa étant répété à l'extérieur du tube. Selon la rapidité souhaitée pour le développement de la pupa (qui peut, dans certains cas, demander 5 à 6 semaines), le tube Borrel, dont il est facile d'entretenir l'humidité, sera, ou non, placé dans une étuve.

A température constante, les puparia seront examinés plusieurs fois par jour, pour noter les éclosions; à la température d'une pièce qui se réchauffe tous les matins, un examen vers 10 h sera suffisant.

Certains puparia n'éclosent jamais, mais peuvent renfermer un imago déjà formé et déterminable. Après réhydratation du puparium durant quelques jours dans l'alcool à 50 %, on extirpera délicatement le jeune imago par l'extrémité antérieure du puparium que l'on aura brisée selon ses lignes naturelles de déhiscence. Après un regonflement dans l'acide acétique à 50 %, cet imago sera généralement déterminable.

5. — MÉTHODE ASCENDANTE D'IDENTIFICATION DES MATÉRIAUX

La majorité des acquisitions publiées sur les hôtes des *Phasiinae* résulte d'élevages d'imagos à partir de larves III issues d'Hétéroptères.

Mais de tels élevages permettent encore de déterminer, à partir des imagos obtenus, tous les stades antérieurs correspondants (d'où la qualification de méthode « ascendante »).

En effet tout puparium contient l'armature bucco-pharyngienne de la larve III, de sorte que tout élevage d'imago de *Phasiinae* à partir d'un puparium convenablement isolé autorise la détermination de la larve III correspondante.

En outre, chaque hôte abandonné par une larve III renferme les exuvies des stades I et II et porte souvent l'œuf, si bien que chaque élevage d'imago de *Phasiinae* à partir d'un hôte convenablement isolé permet de déterminer l'œuf et les larves I et II correspondantes.

Si des dissections insuffisantes ne permettent pas d'obtenir toutes les données utiles à partir d'un seul et même hôte, l'on pourra établir des « relais », fondés sur une étude morphologique minutieuse. Ainsi, la connaissance, dans un cas, d'une larve III et de son exuvie II et, dans un second cas, d'une larve II et de son exuvie I, permettra, si, dans les deux cas, les caractères de la larve II sont identiques, de rapporter le stade I à l'espèce de la larve III.

Il convient cependant d'observer scrupuleusement plusieurs précautions, pour éviter de rapporter une larve de tel ou tel stade à une espèce autre que la sienne.

La précaution essentielle est de ne jamais rapporter une larve trouvée chez un hôte A à l'espèce de l'imago élevé d'un hôte B pour la seule raison que A et B font partie d'un lot d'hôtes de même espèce, récoltés dans une seule station, un jour donné. Une même espèce d'Hétéroptères peut, en effet, être attaquée simultanément par plusieurs espèces différentes de *Phasiinae*. (cf. Chap. XI).

A fortiori se gardera-t-on de rapporter une larve trouvée dans un certain hôte à l'espèce d'un imago issu de la cage où cet hôte se trouvait en mélange, intentionnel ou fortuit, avec divers autres. Cette erreur est courante en tachnologie et HERTING (1960 : 5) a justement dénoncé comme une « häufige Fehlerquelle bei Parasitenzuchten », « das unbeachtete Vorhandensein anderer Wirtsarten in den Zuchtgefäßen ». Je rappelle que c'est par une erreur de ce genre que SMITH & FINLAYSON (1950 : 100) ont décrit la larve d'un *Acemyia* acridophage comme celle du *Leucostomatina* cimicophage *Paradionaea atra* (Town.) (cf. Contr. XV : 68, n. 8).

Une seconde précaution est de ne rapporter aucune exuvie ou aucun œuf provenant d'un hôte donné, à l'espèce de l'imago élevé de cet hôte, sans s'être assuré, par une dissection minutieuse, que cet hôte n'a jamais renfermé

qu'un seul parasite. Un même individu d'Hétéroptère peut, en effet, héberger simultanément plusieurs *Phasiinae* d'espèces différentes. (cf. Chap. XI).

La constatation que, sans exception aucune, les exuvies rapportées à une espèce déterminée sont bien les mêmes dans les divers cas particuliers, constitue un contrôle simple et nécessaire de la méthode.

L'importance de la méthode ascendante de détermination des stades préimaginaux de *Phasiinae* tient à sa généralité qui lui permet de se substituer à la méthode d'élevage *ab ovo* toutes les fois que celle-ci n'a pu être pratiquée, d'où la possibilité de déterminer toutes les larves parasites trouvées dans les hôtes.

B — ÉTUDE A PARTIR DES IMAGOS DE PHASIINAE

Les manipulations dont j'indique ci-après la technique et l'utilité font appel à des matériaux dont l'identité est connue d'emblée, comme celle des imagos dont ils proviennent.

Ces imagos représentent des échantillons de collection, d'un emploi évidemment limité, ou des individus vivants (provenant de la nature ou d'élevages) que l'on peut, eux ou leur descendance, livrer à l'expérimentation.

Cette possibilité de filiation fournit une seconde méthode, dite descendante, de détermination des stades préimaginaux des espèces. Cette possibilité n'est cependant pas, jusqu'à présent, la même pour toutes les espèces, de sorte que la méthode ascendante demeure irremplaçable dans nombre de cas.

1. — UTILISATION DES IMAGOS DE COLLECTION

En dehors des possibilités d'études morphologiques qu'ils offrent, les imagos de collection peuvent fournir d'intéressants matériaux pour l'étude des œufs et, éventuellement, des larves I (œufs développés dans les voies génitales ou sur les genitalia des ♀♀).

Ce sont, tout d'abord les œufs — aussi bien de type collé sur l'hôte que de type injecté dans l'hôte — que l'on peut trouver sur les pattes ou au bout de l'abdomen des ♀♀ et qu'il suffit de regonfler dans l'acide acétique à 50 % ou dans le milieu de Berlese; ce matériel n'est pas abondant.

Ce sont surtout les œufs, beaucoup plus nombreux, que l'on peut extraire des ♀♀ en disséquant, dans le Berlese, leur abdomen préalablement regonflé, *in toto*, à chaud, dans l'acide acétique à 50 %. J'ai pu étudier personnellement de la sorte, les œufs de ♀♀ en collection depuis 90 ans. On proscriera totalement la potasse à laquelle la chorionine ne semble pas résister.

Les œufs mûrs d'une même ♀ ayant généralement des dimensions très proches, il faudra, pour apprécier convenablement la variabilité de l'espèce, disséquer plusieurs ♀♀ et prélever tous les œufs trouvés au bout de l'abdomen des divers individus dont on dispose. Bien que, la plupart du temps, toute ♀ renferme au moins quelques œufs, on évitera de mutiler inutilement des matériaux, souvent précieux sous d'autres rapports. On disséquera donc de préférence, les ♀♀ qui présentent un œuf en bout d'abdomen ou celles dont l'abdomen, plus ou moins transparent (par ex. dans le genre *Gymnosoma*), permet d'apercevoir les œufs.

2. — UTILISATION DES IMAGOS VIVANTS

a - Récolte des imagos dans la nature

Afin de récolter le plus grand nombre possible d'imagos et de les garder vivants sans manipulations superflues, je n'ai jamais capturé les *Phasiinae* au filet. L'usage du filet perturbe trop les fleurs où se trouvent parfois des dizaines de mouches, il exige de laborieux transvasements de Diptères et il ne serait d'aucun secours pour leur capture au repos.

J'ai utilisé des captureurs cylindriques en verre, de 35 mm de diamètre et de 130 mm de longueur, qui conviennent pour une trentaine de mouches vivantes et quelques brindilles *bien sèches* où elles s'accrochent. L'extrémité du captureur, avec laquelle on « coiffe » les Diptères sur leurs supports, est une entrée de nasse, profonde de 25 mm, avec une ouverture de 5 mm de diamètre, parfaitement suffisante au passage même des plus grosses *Allophora*. A l'extrémité opposée, un tube de verre de 10 mm de diamètre traverse le bouchon de caoutchouc qui ferme le captureur. Côté mouches, ce tube est obturé par un tulle à mailles fines; côté entomologiste, il se continue par un tube de caoutchouc de 70 cm de long pour l'aspiration.

Avec une bonne vue, en circulant avec précautions parmi les fleurs et supports des mouches, sans porter d'ombre sur elles, on obtient des résultats excellents; on verra, au Chap. V, dans quels milieux, sur quelles plantes et à quelles heures trouver les imagos de *Phasiinae*.

Personnellement, je note, pour chaque capture individuelle (espèce et sexe), l'heure et le support correspondants. Je travaille avec plusieurs captureurs pour récolter isolément les mouches des diverses stations et les cas particuliers (individus *in copula*, ♂ portant un œuf de leur espèce...).

b - Dissection des imagos de *Phasiinae*

La dissection des imagos frais de *Phasiinae*, aux fins d'étude anatomique ou d'obtention des œufs, s'effectuera de la manière la plus classique. Je précise simplement que les imagos ♀♀ à l'émergence, et par conséquent ceux d'élevage, contiennent souvent des œufs déjà mûrs; par ailleurs, les œufs d'*Ectophasiini* extraits à frais des ovarioles devront, avant d'être montés en préparation, subir sur lame, à l'air libre, un « tannage » de quelques heures pour être bien comparables aux œufs prélevés sur hôtes.

c - Conservation et alimentation des imagos vivants

Je garde les imagos vivants de *Phasiinae* dans un simple couvercle de tube Borrel, fermé par un verre de montre. Afin d'empêcher les mouches tombées sur le dos de se détériorer en restant dans cette position, le fond de ce récipient est garni d'un disque de carton ondulé à petites côtes. Les mouches reçoivent chaque jour quelques gouttes d'une solution de sucre du commerce à 25 %, présentées sur une bandelette de papier filtre glissée sous le verre de montre. En dehors des heures d'expériences et d'observations, les mouches sont gardées à l'ombre, dans une enceinte humide.

Avec ce dispositif et cette nourriture, j'ai conservé, de une semaine à un mois, des dizaines d'individus et obtenu des accouplements, puis des pontes (provoquées ou spontanées) atteignant jusqu'à 151 œufs.

3. — UTILISATION DES ŒUFS VIVANTS

a - Obtention des œufs vivants

L'obtention de nombreux œufs vivants de *Phasiinae* permet de réunir d'abondants matériaux morphologiques d'œufs et de larves I, d'étudier la ponte, la fécondité et l'incubation et de procéder à des expériences de parasitisme contrôlé.

La ponte sur un hôte spontanément accepté par la mouche fournit en abondance des œufs de prélèvement aisé, au moins chez les *Gymnosomatina*. Elle permet aussi l'étude du comportement de ponte (simple ou avec problèmes) et l'infestation, sans manipulations trop nombreuses, d'hôtes indemnes ou déjà parasités (cas expérimentaux de parasitisme simultané).

On peut l'obtenir de la part de ♀♀ récoltées dans la nature (et pour la plupart déjà fécondées) ou élevées à partir de l'hôte et fécondées *in vitro* (cf. Chap. VI). Je renvoie, pour les méthodes particulières de l'étude de la ponte spontanée, au Chap. VII.

Pour obtenir des matériaux dans les cas où je ne disposais pas d'hôtes appropriés et dans ceux où la mouche ne paraissait pas pondre *in vitro*, j'ai employé avec succès le choc asphyxique des imagos par l'acétate d'éthyle. Une goutte de ce liquide imbibant un petit morceau de coton détermine, en 30 à 60 secondes, l'immobilité de la mouche que l'on aère aussitôt. Après un temps variable, de quelques secondes à quelques minutes, la mouche, recouvrant progressivement sa mobilité, peut expulser un œuf que l'on recueillera aussitôt et qui est parfaitement vivant, en dépit des conditions dans lesquelles on l'obtient.

La méthode, d'un rendement irrégulier, est néanmoins efficace puisqu'elle m'a permis d'obtenir les œufs de nombreuses espèces (*Ectophasiina* et *Gymnosomatina*, tous les *Allophorina*, *Helomyia lateralis*, *Cylindromyina* et *Leucosomatina* divers) et, parfois, en nombre (jusqu'à 15 pour une seule ♀ d'*Allophora hemiptera*). On peut, en effet, sans inconvénient, répéter l'opération plusieurs fois par jour et pendant plusieurs jours avec une même femelle.

b - Incubation *in vitro*

L'incubation des œufs prélevés sur l'hôte ou expulsés sous choc asphyxique peut être suivie *in vitro* en chambre humide. Le fond d'une boîte de Pétri est garni d'un disque de papier filtre marqué à l'encre indélébile de 9 cases numérotées, dont chacune reçoit un œuf, les larves à l'éclosion n'étant pas assez mobiles pour que des mélanges soient à craindre.

Les œufs des *Allophorina* et autres groupes à chorion très mince et uniformément transparent, sont déposés avec précaution, sans orientation particulière; les œufs d'*Ectophasiini* sont déposés sur le dos, c'est-à-dire la face plane la plus mince en l'air, pour faciliter l'observation. Le papier filtre est abondamment et fréquemment humidifié, surtout si l'on désire une bonne éclosion des larves I; il ne se développe pas de champignons ou très peu. A la campagne, on s'efforcera de prévenir la pénétration accidentelle de microprédateurs, tels que les larvules de Planipennes.

Au prix d'une observation au moins biquotidienne, cette méthode, aussi essentielle que les élevages ou les dissections, apporte des renseignements par centaines sur la durée de l'incubation, la proportion des œufs fécondés, le retournement de certaines larves I dans l'œuf, le mécanisme d'éclosion, etc.

Elle fournit, en outre, d'abondants matériaux de larves I et permet le tri des œufs fécondés pour les infestations expérimentales. Son adaptation aisée à l'étude des rythmes de ponte et de fécondation sera précisée au Chap. VI.

4. — INFESTATION CONTRÔLÉE *IN VITRO*

L'infestation contrôlée, avec des matériaux obtenus *in vitro*, d'hôtes choisis en fonction d'un but déterminé est importante à plus d'un titre (multiplication du matériel, étude de la chronologie et des modalités du développement, expériences sur la nature des relations parasitaires avec un hôte jeune ou non spécifique, etc.).

Cette infestation peut être directe (ponte sur un hôte accepté spontanément, cf. 5 et Chap. VII) ou pratiquée par l'expérimentateur. On utilisera alors des œufs pris directement sur les genitalia de ♀♀ choquées à l'acétate d'éthyle, des œufs prélevés sur des hôtes qui les ont reçus spontanément, ou des œufs et des larves I provenant de la chambre d'incubation.

J'ai surtout expérimenté à partir des œufs et en utilisant les hôtes suivants :

— Imagos de *Dolycoris baccarum* et *D. numidicus* (*Heteroptera, Pentatomidae*); ces punaises paléarctiques ont de nombreux parasites naturels et conviennent donc pour autant d'infestations directes; elles sont très polyphages et se conservent longtemps en captivité (même l'hiver); on peut les nourrir de blé et de coton germé ou, mieux encore, de feuilles de *Verbascum*;

— imagos et larves âgées de *Dysdercus capensis* (Wolff) et *D. fasciatus* Signoret (*Heteroptera, Pyrrhocoridae*); ces punaises africaines s'élèvent très bien sur grains de coton germé (cf. GREENING 1956); leur infestation indirecte est aisée avec les œufs d'*Ectophasiini* que l'on glisse sous les ptérotèques droites des nymphes ou sous le pronotum des imagos, la face plane contre le tégument que la larve I devra traverser;

— imagos de *Ceresa bubalus* (F.) (*Homoptera, Membracidae*); cette cicadelle d'origine nord-américaine est maintenant répandue dans toutes les localités thermophiles d'Europe (cf. DUPUIS 1952 b, 1953 b); je la récolte couramment en août-septembre, à Richelleu; l'imago subsiste quelques semaines en captivité, vivant sur des feuilles de luzerne renouvelées et humidifiées chaque jour; son infestation est aisée avec les œufs d'*Ectophasiini* que l'on glisse, aussi avant que possible, sur le flanc gauche de l'abdomen, les extrémités de l'aile et de l'élytre ayant été rognées pour faciliter l'opération.

L'introduction, par voie chirurgicale, de larves I dans des *Dolycoris* et autres Pentatomides ne présente pas de difficultés. J'utilise une technique voisine de celle de BEARD (1940 : 670-672) : contention de l'hôte par un ruban adhésif, découpage d'un volet tégumentaire sur l'abdomen, introduction sous-hypodermique de la larve, repliement du volet. Cependant, jusqu'à présent, les hôtes ainsi opérés sont toujours morts avant qu'un résultat autre qu'une simple migration de la larve I au thorax de l'hôte ait été obtenu.

Il va sans dire que, pour conserver le bénéfice d'une opération bien contrôlée, chaque hôte infesté doit être isolé individuellement. La dissection de tels hôtes doit être conduite comme celle des hôtes infestés naturellement.

5. — MÉTHODE DESCENDANTE D'IDENTIFICATION DES MATÉRIAUX

L'élevage *ab ovo* des *Phasiinae* n'avait jamais été pratiqué autrement qu'en masse et n'avait jamais servi à recueillir des matériaux morphologiques. En fait, les incubations d'une part, et la dissection systématique des hôtes infestés *in vitro* d'autre part, apportent un riche matériel, permettant de déterminer par filiation directe les stades préimaginaux de nombreuses espèces.

La possibilité d'obtenir les larves 1 en chambre humide me paraît générale et s'applique aussi bien aux œufs à chorion épais qu'aux œufs à chorion mince. La possibilité d'obtenir les stades suivants dépend de l'infestation d'hôtes convenant au développement total du *Phasiinae*.

La pratique systématique des incubations et, si possible des élevages *in vitro*, est un moyen plus rapide que la méthode ascendante pour constituer une collection de comparaison pour la détermination des stades préimaginaux des *Phasiinae* d'une faune donnée. La méthode descendante permet encore, lorsque les deux sexes d'une espèce ne sont pas connus avec certitude, d'élever le ♂ à partir de la ♀; c'est ainsi que je me suis assuré que *Gymnosoma clavata* (Rohd.) est bien le ♂ de *Gymnosoma Verbekei* (Mesnil), nom inutilement proposé pour sa ♀ (cf. Contr. XXIV), etc.

C — PRÉPARATION DES MATÉRIAUX

En dehors de diverses préparations classiques, j'ai monté la grande majorité de mes matériaux dans le milieu de Berlese. Je tiens à préciser la composition et les conditions d'emploi de ce milieu qui m'a permis de supprimer toutes les manipulations que l'abondance, et souvent la petitesse, des objets excluaient absolument.

J'indiquerai ensuite les manipulations particulières des œufs et des larves.

1. — LE MILIEU DE BERLESE

a — Préparation

Le milieu de montage traditionnellement connu sous le nom de milieu de BERLESE, bien que cet auteur ne l'ait jamais publié, a fait l'objet de diverses notes (IMMS 1929, GATER 1929, SWAN 1936); il est, de tous les milieux similaires (liquides de FAURE et de ANDRÉ, etc.), le plus riche en hydrate de chloral.

J'utilise, avec succès, pour la préparation de 100 gr de milieu (i. e. environ 55 cm³), la formule de GATER (l. c.) :

| | |
|---|-------|
| - Eau distillée | 10 gr |
| - Hydrate de Chloral | 74 gr |
| - Gomme arabique pulvérulente bien blanche | 8 gr |
| - « Sirop de glucose à 98 % » (i. e. 98 gr de glucose dans 100 gr d'eau l). | 5 gr |
| - Acide acétique cristallisable | 3 gr |

Les produits sont à ajouter dans l'ordre, en attendant la dissolution convenable de l'un pour ajouter le suivant; la gomme sera versée en pluie, très progressivement, tandis que l'on agitera pour éviter sa prise en masse. On laisse le mélange devenir bien homogène et l'on filtre pour éliminer les impuretés de la gomme et de l'hydrate de chloral. La filtration est longue car le produit obture rapidement les pores du papier filtre qu'il faudra changer souvent.

Le milieu ainsi préparé, quoiqu'en apparence homogène, ne deviendra vraiment stable qu'après une ou deux semaines. Pour ne pas nuire à la réalisation normale de sa stabilité, je pratique toutes les opérations à froid.

b - Emploi

En tant qu'agent hydratant, le milieu de Berlese se prête au montage direct des objets vivants et de certains objets secs comme des objets sortant de l'eau, des alcools faibles et de l'acide acétique plus ou moins dilué. Ceci évite bien des manipulations, ce qui est appréciable avec des objets aussi petits et fragiles que les exuvies I et II des larves de *Phasiinae*.

En pratique, je recueille toutes les pièces d'une dissection dans une première goutte de Berlese et je les transfère ensuite, individuellement, dans leur milieu définitif. Le Berlese est d'ailleurs, par sa viscosité, un excellent milieu pour les dissections d'objets fragiles.

Il permet également le regonflement de matériaux déshydratés, par exemple celui des larves de *Phasiinae* momifiées dans l'hôte qui, après un passage de quelques heures dans une goutte de ce milieu, sont propres à un montage définitif.

Le Berlese est encore un éclaircissant remarquable, aussi bien des œufs d'*Ectophasiini*, naturellement opaques (dont il permet d'examiner la structure et le contenu) que des larves de tous stades (dont il révèle l'armature bucco-pharyngienne en sa totalité et la spinulation); de plus, l'air adsorbé sur les œufs ou les larves montées s'élimine facilement dans les préparations.

Il s'agit d'un milieu suffisamment hypertonique pour redonner, en peu de temps, une forme régulière à certains objets plissés (par exemple, œufs extraits d'imagos de collection; toutefois, la pression de la lamelle pouvant contrarier cette action, le déplissement sera effectué avant le montage définitif), mais il ne l'est pas au point de provoquer des éclatements. Dans le cas particulier des œufs de *Phasiinae*, le gonflement qu'il impose aux objets (alors que le toluène et le baume imposent une rétraction) n'est nullement préjudiciable, bien au contraire, aux observations. Il importe, cependant, que toutes les mesures soient effectuées, et données - c'est le cas ici - d'après des matériaux ayant atteint dans ce milieu leur gonflement maximum (au bout d'une dizaine de jours environ).

Les préparations au milieu de Berlese sèchent en quelques jours et n'ont pas à être lutées; si nécessaire, elles se démontent très facilement dans l'eau.

Pour éviter toute cristallisation, il importe de manipuler proprement, sans chauffer, en évitant les poussières et en utilisant des lames et lamelles bien sèches de tout réactif; des cristallisations éventuelles seront réduites par l'introduction, entre lame et lamelle, de quelques microgouttes d'eau distillée.

Le Berlese est parfaitement aseptique et donne des préparations durables. Il a le grave inconvénient d'être trop acide pour permettre les colorations usuelles, mais ceci n'a pas d'importance dans l'étude des *Phasiinae*.

2. — PRÉPARATION DES ŒUFS

Étant donné leur origine très diverse tous les œufs de *Phasiinae* doivent être montés dans un milieu où ils atteignent à un degré uniforme de gonflement, d'où le choix du milieu de Berlese.

Mais, quelle que soit l'amélioration des qualités optiques que le milieu de Berlese confère aux matériaux, même les plus ingrats, il y aura lieu, éventuellement, d'effectuer avant montage l'une des manipulations suivantes : débarrasser l'œuf de ses souillures superficielles (champignons compris); regonfler préalablement, dans le Berlese même, les matériaux desséchés ou déformés; expulser par une très légère pression l'air inclus; extraire dans le Berlese par la face plane des œufs d'*Ectophasiini* et avec une minutie, les bouchons cicatriciels ou les larves I mortes dans l'œuf; laisser sortir par un bain dans l'eau physiologique, les larves I vivantes à l'éclosion.

L'extraction des larves I est facultative; on la pratiquera si l'on souhaite étudier, pour elle-même, cette larve convenablement orientée et étendue, ou encore si l'on craint qu'une larve I morte dans l'œuf du côté de la crypte respiratoire gêne l'observation de celle-ci.

Les œufs cylindriques à chorion membraneux seront montés sans orientation particulière; par contre, les œufs de type *Ectophasiini* seront montés la face ventrale côté lame et la face dorsale, dont la crypte, côté lamelle.

On s'efforcera, pour obtenir ultérieurement des mesures utilisables, que les œufs ne soient ni brisés, ni éclatés, ni plissés, ni aplatis, ni étirés. Je rappelle à ce sujet que les œufs ne supportent pas le traitement à la potasse, que ceux extraits de l'abdomen de ♀♀ disséquées fraîches subiront, préalablement à leur montage, un « tannage » sur lame à l'air libre et que le prélèvement des œufs sur hôtes ne doit endommager, au plus, que leur élément périphérique d'adhérence.

On n'appuiera donc jamais sur les lamelles, que l'on choisira de diamètre faible (12 mm). Un œuf accidentellement déformé n'est pas obligatoirement inutilisable, mais la nature de l'*arte facte* doit être mentionnée sur la préparation même, afin d'en tenir compte dans les mesures et déterminations.

3. — PRÉPARATION DES LARVES ET EXUVIES

Les exuvies I et II seront montées sans autre précaution que présenter les armatures bucco-pharyngiennes de côté pour permettre leur détermination. L'on pourra monter les exuvies I avec le siphon respiratoire sur lequel on les aura éventuellement trouvées. En ce qui concerne les larves I et II *in toto*, fraîches ou regonflées, on ne craindra pas de presser sur la lamelle pour obtenir l'orientation désirée de l'armature bucco-pharyngienne.

Certaines larves III, quoique parfaitement éclaircissables dans le Berlese, se prêtent mal, en raison de leur volume, à un montage *in toto*; de plus, les stigmates postérieurs doivent être examinés de l'arrière et l'armature bucco-pharyngienne de côté. On montera donc la région antérieure comme une larve II, dans le Berlese, et les stigmates séparément dans le Baume.

Dans le cas des puparia (dont les stigmates se montent de même), la difficulté est d'extraire les armatures bucco-pharyngiennes sans les briser. Pour ce faire, le puparium est réhydraté durant quelques jours dans l'alcool à 50 %, puis sa partie antérieure contenant l'armature en question est disséquée dans le Berlese, dont la viscosité convient parfaitement. On enlève avec précaution le lambeau de tégument nymphal qui tapisse l'intérieur du pupa-

rium, puis l'on soulève délicatement, de l'arrière vers l'avant, l'armature bucco-pharyngienne, avec une aiguille qui permet de sectionner la liaison tégumentaire entre l'apex des crochets buccaux et la paroi du puparium. L'armature ainsi recueillie est montée, toujours de côté.

4. — PRÉPARATION DIVERSES

La préparation des mouches adultes ressortit aux techniques entomologiques courantes. Les petits échantillons seront piqués avec une minutie sur un parallépipède de moelle de sureau, lui-même piqué avec une épingle à insecte de fort calibre. Tous les échantillons seront piqués assez haut sur l'épingle, en prévision d'une multiplicité d'étiquettes (provenance, plante nourricière, sexe, numéro d'élevage, numéros du partenaire sexuel, de la descendance et des expériences réalisées, etc.).

On relèvera les ailes pour découvrir convenablement les côtés du thorax et de l'abdomen. Le phallus des ♂♂ sera sorti de sa poche membraneuse. Dans le cas des espèces à extrémité postérieure de l'abdomen repliable dans les segments antérieurs (*Cylindromyia* notamment), cette extrémité sera maintenue étendue vers l'arrière tout le temps nécessaire au séchage de l'insecte.

Les préparations de genitalia seront montées au Baume ou au Berlese pour les genitalia s'étendant facilement dans un plan (genitalia ♀♀ des *Ectophasitini*).

Les préparations anatomiques colorées au carmin seront montées au Baume; on procédera de même avec les stigmates des larves III et des puparia, objets épais et très pigmentés, qu'il faut pouvoir observer de l'arrière et pour lesquels on peut pratiquer un éclaircissement préalable sous surveillance dans l'eau de Javel diluée.

D — LE MATÉRIEL UTILISÉ ET SON INDEXATION

Le présent travail se fonde sur le matériel original dont le détail figure dans le Tabl. A.

Vu l'abondance et la diversité de ce matériel, son indexation présentait une extrême importance.

J'ai réparti mes matériaux, en fonction de leur origine, en deux séries principales indépendantes :

1° Les matériaux indexés P... proviennent de la dissection des hôtes. Chaque parasite reçoit un numéro d'ordre *individuel*, sans rapport nécessaire, ni avec la chronologie des récoltes, ni avec celle, présumée, des attaques dans les cas de parasitisme simultané. Ce numéro s'applique à tous les stades successifs de ce parasite et figure sur toutes les préparations correspondantes (œuf, exuvie ou larve I, exuvie ou larve II, larve III ou puparium, imago).

Pour faciliter le traitement statistique ultérieur des observations, j'évite tout numéro *bis* et, bien entendu, les parasites simultanés d'un même hôte reçoivent chacun un numéro distinct.

2° Les matériaux indexés ωP... sont les œufs provenant du matériel imaginal et l'ensemble de la descendance issue de ces œufs.

TABLEAU A
MATÉRIEL UTILISÉ (1)

| NATURE DES MATÉRIAUX | NOMBRE | ORIGINE OU RÉPARTITION |
|--|--------|--|
| Cas individuels de parasitisme naturel par les <i>Phasiinae</i> | 2 389 | Richelieu (I. et L.) (1405 cas); Bassin Parisien (375 cas); localités françaises diverses (173 cas); Maroc (412 cas); localités paléarctiques diverses (24 cas). |
| Nombre d'Hétéroptères disséqués | 23 367 | Mêmes provenances; plus de 100 espèces de 15 familles différentes. |
| Élevages de parasites jusqu'à l'imago. | 122 | 25 espèces. |
| Imagos de <i>Phasiinae</i> (récoltes personnelles) (2) | 3 184 | 35 espèces; principalement Richelieu et Région Parisienne, entre les 15 avril et 23 octobre. |
| Œufs (et leur descendance éventuelle) obtenus à partir d'imagos : | | |
| — œufs extraits d'imagos pour étude morphologique | 1 027 | Provenances les plus diverses. |
| — œufs pondus sous choc à l'acétate d'éthyle et autres conditions anormales | 603 | Richelieu, Région Parisienne. |
| — œufs pondus sur hôtes normaux. | 1 606 | Cf. Tabl. E |
| Total. | 3 236 | |
| Expériences diverses. | 1 182 | Nombreuses incubations (cf. Chap. VIII) et 303 infestations d'hôtes normaux ou non (cf. Chap. X et XII). |
| <p>(1) Recensement arrêté au 31 mars 1961.</p> <p>(2) A ces matériaux s'ajoutent des centaines d'imagos de provenances extrêmement diverses qui m'ont été communiqués par les collègues cités p. 23.</p> | | |

Chaque œuf reçoit un numéro d'ordre *individuel*, qui s'applique également à tous les stades successifs de son développement, Imago compris; j'évite, comme précédemment, les numéros *bis*.

Les numéros d'ordre sont indépendants de la chronologie de capture ou d'expérimentation; mais il est commode, pour manier les informations, que tous les œufs d'une même ♀ portent des numéros consécutifs; ceci oblige, lorsque plusieurs ♀♀ produisent simultanément des œufs, à employer des numéros provisoires.

J'utilise encore les deux séries numériques complémentaires suivantes :

3° Les matériaux indexés PEX ... correspondent à des expériences effectuées avec les matériaux de l'une ou l'autre des deux séries principales qui, dans ce cas, reçoivent donc deux numéros.

4° Les matériaux indexés IP ... représentent des imagos de *Phasiinae* qu'il a été nécessaire de repérer parce qu'ils ont donné lieu à des préparations morphologiques ou anatomiques, ou à des expériences de copulation ou de ponte.

Je tiens à renouveler ici l'expression de mes chaleureux remerciements aux collègues à qui je dois une partie de mes matériaux ou certaines préparations: le regretté Marcel CARUEL de Villers-Allerand (Marne), Mme A. MONKODNABER (Varsovie), Mlle P. CERTAIN (Paris), MM. N.H. ANDERSON (Ascot), A. DULAC (Le Creusot), J. GUESQUIÈRE (Menton), F. GOUIN (Strasbourg), L. HOBERLANDT (Prague), M.L. JOURDAN (anciennement à Meknès), G. OUTIN (anciennement à Karlsruhe), B.B. ROHDENDORF (Moscou), E. ROMAN (Lyon), C.W. SABROSKY (Washington), T.R.E. SOUTHWOOD (Ascot), A.A. STACKELBERG (Moscou), J. TIMON-DAVID (Marseille), G.A. VIKTOROV (Moscou) et J. VÖGELÉ (Meknès), et mes amis et collègues de Paris, A. BAYARD, J. CARAYON, H. CAUZARD, G. REMAUDIÈRE, J. THÉODOUIDÈS et L. TSACAS.

Il m'est en outre très agréable de souligner à nouveau que la majeure partie de mes matériaux a été récoltée à la Station Expérimentale de Richelieu où mon travail a été entrepris et poursuivi dans les meilleures conditions (1).

E — DOCUMENTATION ET CITATIONS

1. — UTILITÉ D'UNE DOCUMENTATION EXHAUSTIVE

Aucun matériel, si abondant soit-il, ne permet à un seul chercheur d'observer toutes les espèces d'un certain groupe de Tachinaires d'une faune donnée chez tous leurs hôtes, en toutes saisons et dans leurs divers biotopes.

Chaque travailleur commet en outre, inévitablement, des erreurs systématiques qui peuvent le conduire à des extrapolations hâtives dans l'espace, dans le temps et d'une tribu à l'autre.

Il n'est que trop facile, par exemple, de toujours récolter les mêmes Diptères, sur les mêmes lieux, aux mêmes dates, et de disséquer les mêmes hôtes pris aux mêmes saisons, dans les mêmes biotopes. C'est ainsi que j'ai récolté beaucoup d'œufs d'*Helomyia lateralis* et peu d'adultes, bon nombre d'œufs de *Subclytia rotundiventris* et un seul adulte; que j'ai élevé presque tous les *Allophorini* et *Ectophasiini*, mais très peu de *Phasiina*; que j'ai disséqué beaucoup d'*Eurygaster* du Maroc et assez peu de France, etc.

(1) Pour une appréciation sommaire des caractéristiques climatiques et faunistiques de la localité, cf. Dupuis 1948 : 46.

Une exacte connaissance des résultats, même partiels, dispersés et controversés des autres chercheurs est l'un des moyens de prévenir des interprétations prématurées. C'est pourquoi j'ai rassemblé pour la présente étude, à l'aide des sources bibliographiques recensées d'autre part (DUPUIS 1955 b), le maximum de documentation utile.

Il m'a paru indispensable de connaître - sinon de citer - les travaux du monde entier rapportant des cas de parasitisme par les *Phasiinae* et les publications concernant, à quelque titre que ce soit (systématique, faunistique, biologie), fût-ce une seule espèce de *Phasiinae* paléarctique.

Pour satisfaire aux exigences d'une connaissance comparative, j'ai consulté les études les plus significatives sur la biologie des autres Tachinaires et j'ai compulsé l'essentiel de l'œuvre des Tachinologistes les plus éminents (BEZZI, VILLENEUVE, TOWNSEND).

J'ai consulté, de plus, un grand nombre de notes et mémoires sur les Hétéroptères, leurs parasites et prédateurs et sur la parasitologie des insectes.

J'estime ainsi pouvoir mettre en garde contre la solution de facilité qui consisterait, pour l'étude d'un autre groupe de Tachinaires, à se satisfaire de la consultation des ouvrages généraux et travaux originaux purement Diptérologiques et Tachinologiques. Ces sources, en fait, ne sont pas suffisantes (cf. DUPUIS 1960). Les travaux de recherche pure ou appliquée relatifs aux hôtes apportent des éléments d'appréciation irremplaçables, de même que les travaux concernant les autres parasites et les prédateurs de ces hôtes.

De plus, l'étude de chaque question biologique exige une certaine connaissance de la question en elle-même, à l'échelle entomologique et parfois zoologique, de sorte qu'il est souvent indispensable de consulter des travaux de pure faunistique, écologie, biologie florale, anatomie, morphologie, physiologie, parasitologie, etc.

L'on trouvera donc, dans certains de mes chapitres, l'indication de sources absolument méconnues de Tachinologistes et néanmoins capitales.

Je me permettrai de donner ici quelques exemples inattendus de l'intérêt de la méthode d'information totale que j'ai pratiquée :

Les travaux d'un BOTANISTE m'ont fourni des données importantes sur les fleurs fréquentées par les *Phasiinae* en Amérique du Nord (ROBERTSON 1889-1898).

Un HYMÉNOPTÉRISTE (FERTON 1911) m'a donné la seule mention de *Pseudoleucostoma aurifrons* en Afrique du Nord.

Un ARACHNOLOGISTE (KOLOSVARY 1933) a attiré mon attention sur le fait que *Chaetocyptera bicolor* fréquentait les genévriers.

Un HÉTÉROPTÉRISTE (BALDUF 1939, 1940, 1943) est le seul auteur dont je puisse invoquer les travaux pour apprécier objectivement l'abondance des *Phasiinae* dans la nature.

Un AGRONOME (ZOEBELEIN 1956) m'a apporté d'utiles informations sur l'alimentation extra-florale de plusieurs espèces.

2. — TRAVAUX UTILISÉS ET CITATIONS

a - Travaux utilisés

A l'exclusion des informations de seconde main, j'ai mentionné, dans le présent mémoire, les données des auteurs toutes les fois qu'elles m'ont paru directement utiles à la connaissance ou à la discussion des questions abordées. Les références correspondantes figurent toutes dans mon Index des Travaux cités.

A de rares exceptions près, j'ai pris connaissance de tous ces travaux dans le texte original. La plupart ont été consultés à la Bibliothèque Centrale du Muséum, à la Bibliothèque de la Société Entomologique de France et à la Bibliothèque du Laboratoire d'Entomologie Agricole Coloniale du Muséum. Le Centre de Documentation du CNRS m'a procuré quelques travaux introuvables à Paris. Beaucoup d'autres m'ont été communiqués par Mme A. MONKODRABER (Varsovie) et MM. J. D'AOUILAN (Paris), A. R. BROOKS (Saskatoon), N. T. DAVIS (Storrs, Conn.), B. HERTINO (Stuttgart, puis Delémont), V. I. NAKONIETCHINUI (Moscou), B. B. ROHDENDORF (Moscou), C. W. SABROSKY (Washington), H. SACHTLEBEN (Berlin), R. I. SAILER (U.S.D.A., Eur. paras. labor., Nanterre), C. SCHAEFER (Storrs, Conn.), A. A. STACKELBERG (Moscou), K. STRAWINSKI (Lublin), O. TRAUSMILLEN (Zagreb), S. UEDA (Sapporo), et G. A. VIKTOROV (Moscou). A tous ces obligeants collègues, je renouvelle ici l'expression de ma vive gratitude.

b - Citations des catégories taxinomiques

Les auteurs des noms des genres et espèces des *Phasiinae* et Hétéroptères paléarctiques sont cités une fois pour toutes dans le Chap. IV.

Quant aux *Phasiinae* et Hétéroptères exotiques, plus rarement cités, les auteurs des genres et des espèces sont généralement indiqués en clair. J'ai toutefois introduit les exceptions suivantes :

1° Certaines espèces, dont le nom revient constamment, ne sont citées que sous la forme simplifiée de leur binôme latin; ce sont, pour les Hétéroptères : *Anasa tristis* (De Geer) et pour les *Phasiinae* : *Trichopoda pennipes* (Fabricius), *Bogosiella fasciata* (Fabricius), *Acaulona peruviana* Townsend, « *Epineura rubens* Villeneuve » et « *Epineura helva* (Wiedeman) »; pour ces dernières, faute de pouvoir vérifier les déterminations des auteurs (TAYLOR 1945, GALICHET 1956), j'utilise les combinaisons mêmes citées, bien qu'elles ne soient pas correctes.

2° Les noms de certains auteurs à qui l'on doit un nombre particulièrement élevé de genres n'ont été cités qu'en abrégé, et comme suit : B.B. = BRAUER & BERGENSTAMM, R.D. = J.B. ROBINEAU-DESVOIDY, TOWN. = C.H.T. TOWNSEND, Villen. = J. VILLENEUVE de JANTI.

c - Citations des observations des auteurs

Les renvois dans le texte aux travaux cités dans l'Index bibliographique comportent : le nom de l'auteur (dont les prénoms ou initiales n'apparaissent que dans l'index), la date de publication du travail et l'indication des pages où trouver le renseignement utile. Ces indications de pages (données ici simplement après le signe :) sont indispensables pour la consultation de travaux, parfois volumineux, écrits dans toutes les langues. Je ne m'en suis dispensé que dans le cas de travaux d'une ou deux pages ou consacrés intégralement à la question examinée.

Exceptionnellement, j'ai cité sous une forme différente :

- les références au *Manual of Myiology* de TOWNSEND, pour lesquelles j'utilise l'abréviation Man., suivie du numéro de tome en chiffres romains et de l'indication des pages;

- les références à mes Contributions antérieures, pour lesquelles j'emploie, sans nom d'auteur, l'abréviation Contr., suivie du numéro de la contribution en chiffres romains et de l'indication des pages.

Les éventuelles citations *in extenso* sont faites entre guillemets, dans la langue de l'auteur lorsqu'elle est accessible à la majorité des entomologistes; dans les autres cas (langue russe notamment), j'ai donné ma traduction personnelle.

RÉSUMÉ

La réunion et l'utilisation de mon matériel ont requis un ensemble assez particulier de techniques et de méthodes de dissection, d'expérience, de préparation et d'indexation. En raison de leur application possible à des recherches sur d'autres Tachinaires que les *Phasiinae*, j'ai tenu à exposer ces méthodes avec quelques détails dans le chapitre qui précède.

L'étude des *Phasiinae* peut être poursuivie, soit à partir des Hétéroptères hôtes des larves, soit à partir des Diptères adultes; il s'ensuit deux ensembles de méthodes bien différentes, mais indispensablement complémentaires.

L'étude à partir des hôtes exige une connaissance préalable de ceux-ci (taxinomie, écologie, anatomie, physiologie, etc.); elle repose essentiellement sur la dissection des Hétéroptères et l'élevage de leurs parasites. Étant donné que les exuvies des larves I et II de *Phasiinae* se retrouvent dans l'hôte et l'exuvie III dans le puparium, tout élevage individuel isolé d'une mouche à partir d'une punaise permet une identification ascendante des stades préimaginaux du *Phasiinae*.

L'étude à partir des Diptères adultes implique une connaissance suffisante de leur taxinomie (cf. Chap. IV) et surtout de leur biologie dans la nature (cf. Chap. V). Diverses manipulations assez simples, détaillées ci-dessus, m'ont permis de conserver les mouches vivantes au laboratoire, de les alimenter, d'obtenir leur accouplement, des pontes sur l'hôte et l'infestation d'Hétéroptères jusqu'à l'émergence du parasite. Le transfert à divers hôtes d'œufs obtenus sur hôtes normaux autorise des interventions expérimentales variées. Les élevages *ab ovo* permettent, bien entendu, l'identification descendante des stades préimaginaux des *Phasiinae*.

Les matériaux d'œufs et de larves obtenus par ces deux ensembles de méthodes relèvent des mêmes techniques de préparation. Parmi celles-ci, le montage dans le milieu de Berlese (dont je précise le mode d'emploi) m'a rendu les plus grands services.

Compte tenu de l'importance et de la diversité du matériel étudié (plus de 23 000 Hétéroptères disséqués, 2 389 cas individuels de parasitisme naturel, 1 606 pontes sur hôte *in vitro*, 303 infestations expérimentales, etc.) il m'a paru utile d'indiquer en détails mes méthodes d'indexation du matériel.

Vu le volume de la documentation mise en œuvre, je me suis permis de justifier mes conceptions d'une information exhaustive absolument indispensable en parasitologie.

CHAPITRE II

DIVERSITÉ ET HOMOGÉNÉITÉ DES PHASIINAE

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| INTRODUCTION | 32 |
| A - DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DES <i>Phasiinae</i> | 33 |
| 1 - Morphologie de l'abdomen et des genitalia. | 34 |
| 2 - Les œufs | 40 |
| 3 - Les larves | 45 |
| B - HOMOGÉNÉITÉ BIOLOGIQUE DES <i>Phasiinae</i> | 61 |
| 1 - Généralité de la cimicophagie | 61 |
| 2 - Les prétendues exceptions à la cimicophagie. | 62 |
| 3 - Signification de la cimicophagie | 65 |
| RÉSUMÉ. | 66 |

INTRODUCTION

L'existence d'un groupe taxinomique biologiquement homogène et réunissant, sous le nom de *Phasiinae*, la totalité des Tachinaires cimicophages, a été reconnue, avec plus ou moins de restrictions, par de nombreux auteurs depuis ROBINEAU-DESVOIDY (1846 : 358).

Cependant, même dans les travaux contemporains de VILLENEUVE (1924), MESNIL (1939), VAN EMDEN (1944), RUBTZOV (1951) ou HERTING (1960), la sous-famille n'a jamais été, faute de données biologiques suffisantes, délimitée de manière satisfaisante.

Pour moi, les *Phasiinae* correspondent, à quelques genres près, aux *Gymnosomalidae* de TOWNSEND (Man. VII : 7-212) amputés des tribus *Fredericini*, *Catharosiini*, *Imitomyiini*, *Strongygastrini* et *Eultherini* de cet auteur, et augmentés des *Cinochirina*.

Les tribus exclues ne sont pas cimicophages (1) et, de plus, le peu que l'on sait de leur morphologie ou de leur anatomie les écarte des *Phasiinae*.

(1) Le « *Catharosia varicolor* » cimicophage de CURRAN (1927 : 165) n'est pas un *Catharosia*, mais appartient à un genre voisin d'*Austrophasia* (cf. MALLOCH 1931a : 295).

Les *Cinochirina*, par contre, authentiques cimicophages, s'apparentent étroitement, par leur morphologie, aux *Leucostomatina*, *Phasiinae* véritables.

Cette prise de position n'est nullement, de ma part, une pétition de principe en faveur de la spécificité parasitaire considérée comme un critère de diagnose supérieur à tous autres. Elle n'est, pour les nécessités de l'exposition, qu'une anticipation sur les résultats de mes chapitres biologiques qui montreront la parfaite homogénéité de la sous-famille en ce qui concerne les hôtes et aussi tous les aspects fondamentaux de la reproduction et du développement.

En regard de cette uniformité remarquable, les *Phasiinae* présentent toutefois, de nombreux rapports, notamment du point de vue morphologique, une réelle diversité. C'est pourquoi la plupart des auteurs ont pu méconnaître les limites de la sous-famille, voire - comme RUBTZOV (1951 : 240-243) - la scinder en plusieurs unités indépendantes.

L'objet essentiel du présent chapitre sera de mettre en évidence, à la fois, cette diversité des *Phasiinae* et l'un des faits les plus remarquables par lequel s'exprime, au contraire, leur unité, à savoir, la *cimicophagie*. Avant d'exposer ces deux questions, il me paraît utile de justifier en quelques mots l'emploi du nom « *Phasiinae* ».

Dans le souci de demeurer classique, j'ai conservé au groupe de Diptères, objet de mes recherches, le rang de sous-famille des *Tachinidae* (= *Larvaevoridae*), bien qu'il représente vraisemblablement une famille.

J'ai retenu le nom de « *Phasiinae* », car celui de *Gynnosomatidae* (fondé, selon la méthode de TOWNSEND [Man. II: 20], sur le nom du genre le plus anciennement décrit dans le groupe) est contraire à l'esprit et à la lettre des Règles de Nomenclature. Celles-ci stipulent, à bon droit, que le nom d'une famille (ou sous-famille) est fondé sur le nom du genre le plus anciennement choisi comme type d'une unité supergénérique dans cette famille.

Or, le genre le plus anciennement choisi comme type d'un taxon supergénérique de *Phasiinae* est *Phasia* Robineau-Desvoidy (nec Latr.), désigné (par tautonymie) dans le nom *Phasiinae* Robineau-Desvoidy 1830 : 25 (1).

Que le nom valable pour *Phasia* Robineau-Desvoidy [nec Latreille] soit *Ectophasia* Townsend n'entraîne pas l'adoption du nom *Ectophasiinae*, car les Règles de Nomenclature autorisent l'emploi des noms de famille d'usage courant fondés sur un synonyme du genre type.

A — DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DES PHASIINAE

La taxinomie des Diptères Tachinaires passe, à juste titre, pour fort délicate, et ce, à tous les niveaux, qu'il s'agisse de la diagnose des espèces ou de la délimitation des unités supérieures. Il apparaît donc indispensable d'utiliser, pour son étude, la totalité des caractères accessibles, lesquels n'ont pas été également exploités jusqu'alors.

Les caractères les plus utilisés, et que j'appelle ici les caractères « classiques », s'ils sont d'un grand intérêt pour la systématique des espèces,

(1) Les deux noms *Ocypteratae* et *Phasiinae* sont déjà cités dans le rapport sur le mémoire de ROBINEAU présenté par BLAINVILLE à l'Académie des Sciences en 1826 (p. 10); je ne suis pas sûr, cependant, que ce document ait la valeur d'une « publication » au sens des Règles de Nomenclature.

n'ont, par contre, qu'une valeur médiocre pour celle des unités supergénériques. Il s'agit essentiellement de caractères imaginaires communs aux deux sexes et sujets à de nombreux phénomènes de convergence. Dans le Chap. III je citerai, néanmoins, pour chaque sous-tribu de *Phasiinae*, les plus notables d'entre eux : direction des macrochètes ocellaires, chétotaxie intra-alaire et scutellaire, développement du post-scutellum, coalescence éventuelle des métapleurcs, spinulation et nervation alaires, sétulation des tibias, coalescence éventuelle et chétotaxie des tergites abdominaux, forme des sternites abdominaux, etc.

D'autres caractères, de différenciation supérieure (d'où faible probabilité de convergences) et d'importance biologique plus élevée (c'est-à-dire en corrélations fonctionnelles les uns avec les autres), sont significatifs aux niveaux taxinomiques supergénériques. Ils n'ont généralement pas reçu une attention suffisante. Il s'agit, par ordre de méconnaissance croissante, de la morphologie de l'abdomen et des genitalia, des œufs et du mode de ponte, des larves, et enfin de l'anatomie. Cette dernière étant encore trop mal connue pour entrer en ligne de compte (v. au Chap. VI, l'anatomie génitale), je limiterai mon exposé à l'étude de la diversification des genitalia, des œufs et des larves, en insistant sur son importance taxinomique.

1. — MORPHOLOGIE DE L'ABDOMEN ET DES GENITALIA

Les documents utilisables pour l'étude de l'abdomen et des genitalia des *Phasiinae* sont, en dehors des descriptions sommaires de TOWNSEND (Man. VII), les belles études morphologiques de BARANOFF (1929) et de RUBZOV (1951) sur les deux sexes et celle de HERTING (1957 b) sur les femelles (1).

Les trois derniers de ces auteurs ont passé en revue les représentants paléarctiques des deux sexes des sous-tribus *Cinochirina*, *Leucostomatina*, *Cylindromytilina*, *Phasiina*, *Allophorina*, *Helomyiina*, *Ectophasiina*, *Gymnosomatina* et les *Hermiyina* ♀; ils ont, à peu de chose près, constaté tous les faits morphologiquement et taxinomiquement significatifs.

Malheureusement, les genitalia des *Phasiinae* sont peut-être les plus compliquées de celles des Diptères, à tel point que VILLENEUVE (1933 : 247) caractérise la sous-famille par son « faciès génital » ou encore sa « génitalité dominante ». Dans ces conditions, des exposés trop riches de détails ne vont pas à l'essentiel et une mise au point rapide me semble opportune.

J'admets ici, comme en d'autres études d'entomologie morphologique, que l'abdomen compte ONZE segments, que l'orifice génital ♀ (bien évident chez les *Phasiinae* étant donné l'exertilité du vagin) s'ouvre entre les urites VIII et IX et que le phallus s'insère en arrière de l'urite IX.

Je signale que des dissections attentives de matériaux frais (sclérite par sclérite, avec prise de croquis) rendront plus de services, pour comprendre la morphologie des organes étudiés, que des préparations *in toto* de matériaux traités à la potasse.

(1) Les données de TOWNSEND (1908 : 78-80), MÜLLER (1922 : 137-140, 149-150, fig. 171-176, 198) et COLE (1927, fig. 186-188) n'apportent rien d'essentiel.

a - Abdomen et genitalia mâles

L'abdomen des *Phasiinae* ne s'écarte en rien du type habituel chez les Diptères Cyclorhaphes.

Les tergites I et II se confondent en un grand tergite basal (basisement de TOWNSEND) portant deux paires de stigmates et dont les bords enserrant les sternites I (très transverse) et II, parfaitement séparés.

Les tergites III à V, bien évidents, portent chacun une paire de stigmates; les sternites correspondants sont bien individualisés et développés, plus ou moins linéaires ou quadrangulaires selon les sous-tribus (v. *infra*).

Ces cinq urites constituent le *préabdomen*, au sens de VAN EMDEN & HENNIG (1956 : 112); ils se retrouvent identiques, aux proportions près, dans les deux sexes.

Le *postabdomen* ♂ comprend un « premier segment génital » (VILLENEUVE 1924 a : 24) (formé, dorsalement, de l'union des tergites VI à VIII), l'urite IX, le complexe hypandrium-phallus-paramères et les urites X-XI.

La signification morphologique de ces diverses parties chez les Cyclorhaphes demeure un objet de controverses, ainsi qu'on le constatera à la lecture des mises au point parfaitement objectives de BARROS MACHADO (1954) et de VAN EMDEN & HENNIG (1956). Je ne ferai donc qu'effleurer la question.

1° « PREMIER SEGMENT GÉNITAL ». — Le « premier segment génital » n'est bien développé que dorsalement et porte latéralement les deux dernières paires de stigmates (les 6^e et 7^e, par homologie avec celles des ♀♀).

Il est parfois possible d'y distinguer, plus ou moins nettement, grâce à des plicatures, des strictions ou à la répartition des phanères, les trois tergites constitutants.

Chez les ♂♂ de *Phasiinae* à abdomen plat (*Ectophasiina*, *Allophorina*, *Helomyiina*, *Trichopodina*), la pliure assez fréquente de ce « segment » en une partie dorsale et une partie ventrale a été vue par tous les auteurs (entre autres, VILLENEUVE 1924 : 24). Contrairement à l'avis exprimé par TOWNSEND (Man. III : 253) dans un *Erratum* hâtif, elle ne fournit, en aucun cas, un caractère permettant de distinguer l'ensemble des *Phasiinae* des autres *Estroidea*.

Les sternites correspondants à ce « premier segment génital » sont réduits à des bandelettes transversales très peu sclérifiées, souvent asymétriques. Ce fait semble lié au développement de la paroi du corps en une poche membraneuse, enfoncée vers l'avant dans l'abdomen, entre les urites VII et VIII, et dans laquelle se loge, au repos, le phallus. Cette poche est souvent très grande, car le phallus peut être excessivement long; par exemple, chez *Gymnosoma dolycoridis*, l'apex du phallus sorti de la poche atteint, vers l'avant, les hanches postérieures. L'on peut considérer que la bandelette sclérifiée antérieure à la poche représente les sternites VI et VII coalescents et que la bandelette postérieure, éventuellement présente (*Cylindromyia*), correspond au sternite VIII.

2° URITE IX. — La partie la plus évidente de l'urite IX est un sclérite robuste, surtout développé dorsalement et sur les côtés, et qui porte deux

condyles latéraux sur lesquels s'articule tout le complexe hypandrium-phallus-paramères. Ce sclérite, couramment nommé *epandrium*, représenterait un tergite IX. Chez les *Phasiinae*, il porte souvent des « appendices » latéraux, piligères ou non, vestigiaux (*Gymnosomalina*, *Ectophasiina*), ou, au contraire, fort développés (*Cylindromyia*) et parfois mobiles (*Allophorina*, *Helomyia*). Lors de la copulation, ces appendices contribuent à enserrer les genitalia ♀♀ (observation personnelle chez *Phasia subcoleoprata*). RUBTZOV (1951) les a figurés dans quantité de cas et les nomme « gonocoxites »; ce terme n'est pas très éloigné de la réalité morphologique, car, si l'*epandrium* est bien un tergite IX, ces appendices pourraient représenter des appendices « pseudophalliques » (cf. DUPUIS 1950).

Mais, le trait le plus manifeste de l'*epandrium* est de porter, dorsalement et en arrière, deux grands « appendices » robustes, longs et pileux, enserrant entre leurs bases l'ouverture anale. Ces appendices sont souvent unis à l'apex en un *forceps* médian d'importance diagnostique considérable au niveau des espèces (cf. Contr. XXIV, *Gymnosoma*). La signification de ces pièces, couramment nommées « cerci » n'est pas claire. Rien ne s'oppose cependant à ce qu'elles soient homologues des « cerci » des ♀♀ et représentent, conformément à l'interprétation de RUBTZOV (1951 : 202), des parties d'urite X. La papille, à l'apex de laquelle s'ouvre l'anus, représente l'urite XI.

3° COMPLEXE PHALLUS-HYPANDRIUM-PARAMÈRES. — Le complexe *phallus-hypandrium-paramères* est, chez les *Phasiinae*, comme chez les Cyclorhaphes en général, d'une rare difficulté d'interprétation. Pour sa description accompagnée de bonnes figures, je ne puis mieux faire que renvoyer à RUBTZOV (1951).

L'hypandrium (dans lequel RUBTZOV, comme nombre d'auteurs, a voulu voir un sternite IX) n'est probablement que l'appareil articulaire du phallus. Il présente partout la forme caractéristique d'un étrier, d'où son nom de Gabelplatte chez les auteurs de langue allemande.

Les « paramères antérieurs » (*sensu* RUBTZOV), unis ou non aux « paramères postérieurs », sont des pièces assez discrètes, mais généralement pourvues de phanères, ce qui est l'une des raisons de croire à leur homologie avec les paramères des autres Insectes supérieurs.

Quant au phallus, il est très regrettable que des figures plus exactes n'en aient pas été multipliées et qu'il soit pratiquement inconnu dans les formes exotiques (à l'exception du genre *Bogosia* d'Afrique, cf. VAN EMDEN 1944, fig. 19-23, du genre *Trichopoda* d'Amérique, cf. WORTHLEY 1924, fig. 15 et de certains *Cinochirina*, cf. VERBEKE 1960, fig. 7-10)

Compte tenu des réserves que ceci implique, l'on peut distinguer, *grossomodo* et d'un point de vue purement descriptif, deux types de phallus chez les *Phasiinae* :

- le phallus à acrophallus (*sensu* RUBTZOV = glans *sensu* BARANOFF 1929 = praeputium *sensu* TOWNSEND) volumineux et entouré d'une membrane; ce type s'observe chez les *Ectophasiina* et *Gymnosomalina*, ainsi que chez *Trichopoda pennipes* et *Eogosiella fasciata*, soit essentiellement dans les groupes dont les ♀♀ ont des genitalia « télescopiques » et un large vagin exertile déposant sur l'hôte des œufs plan-convexes;

- Le phallus à acrophallus petit; ce type est celui des *Allophorina*, *Cylindromyiina* et *Leucostomalina*, tous groupes dont les ♀♀ possèdent une « tarière », pré- ou postgénitale, creusée en gouttière et un vagin exertile étroit, introduisant dans l'hôte des œufs cylindriques.

Cette distinction justifie apparemment une remarque de RUBTZOV (1951 : 220) selon qui le développement des genitalia ♂♂ des *Phasiinae* s'est effectué en liaison avec l'évolution des genitalia ♀♀. Pour cet auteur, l'évolution des genitalia ♀♀ étant elle-même fonction du mode d'infestation de l'hôte, l'on pourrait conclure que la morphologie du phallus est purement adaptative.

Mais il est certain que l'évolution du phallus des *Phasiinae* pourrait aussi bien être mise en parallèle avec divers autres caractères tribaux ou subtribaux, plus significatifs que la ponte, du point de vue phylétique. Je tiens donc à préciser, bien que je ne puisse les discuter ici, que je n'adopte nullement les explications de RUBTZOV (*l. c.* p. 220-229), par trop axées sur l'adaptation des organes à leur fonction.

Sauf exception, je n'ai pas cité, dans le Chap. III, les caractères génitaux ♂, car il convient de se reporter constamment à BARANOFF (*l. c.*) et RUBTZOV (*l. c.*).

b - Abdomen et genitalia femelles

A quelques différences près dans les dimensions - celles notamment du sternite V qui est beaucoup plus développé - les cinq urites du préabdomen des ♀♀ ont la même morphologie que chez les ♂♂.

Les urites VI à XI sont tous bien représentés; l'interprétation de leurs éléments est cependant délicate, vu la plasticité des genitalia ♀♀ dans la sous-famille. L'orifice génital, particulièrement évident ici, et notamment sur le vivant, par suite de l'exertilité du vagin, constitue le meilleur repère morphologique.

D'un point de vue purement descriptif et fonctionnel (l'ontogénie étant actuellement inconnue), l'on peut distinguer :

- les pièces des urites VI et VII, sans rapport de contiguïté avec le vagin exertile;

- les pièces génitales *s. str.*, c'est-à-dire immédiatement contiguës à l'ouverture du vagin et attribuables, en avant de celle-ci à l'urite VIII et en arrière à l'urite IX;

- les pièces des urites X et XI, également non contiguës à l'ouverture vaginale.

1° URITES VI ET VII - Dans le cas des *Cylindromyiini* (*Cylindromyiina* + *Phasiina*), les deux urites VI et VII sont confondus en un diplo-urite robuste, formant un anneau solide complet et qui porte les deux paires de stigmates VI et VII. Cet anneau est simple et court chez les *Cylindromyiina*; chez les *Phasiina*, sa face ventrale porte, inséré plus ou moins antérieurement, un énorme appendice, simple ou bifurqué, dirigé vers l'arrière et fort caractéristique.

Dans toutes les autres sous-tribus, les urites VI et VII sont parfaitement indépendants; ils portent en principe chacun une paire de stigmates, mais, souvent, les stigmates de la 7^e paire peuvent être déplacés vers l'avant.

Ce fait s'observe notamment dans le genre *Gymnosoma* où le déplacement n'est pas toujours symétrique à droite et à gauche, ni uniforme à l'intérieur même des espèces.

Chez les *Ectophasiina*, *Gymnosomalina* et *Trichopodina s. str.* les deux urites en question sont de simples anneaux (avec tergites et sternites ordinaires) télescopiques dans le préabdomen.

Les autres sous-tribus à urite VI et VII indépendants offrent les particularités suivantes :

- Chez les *Leucostomalina*, le tergite VI (sauf chez *Brulléa*) se prolonge latéralement et en arrière par deux énormes branches, plus ou moins droites ou semi-circulaires; ces branches, affrontées comme les mors d'une pince, portent généralement des dents (à insertion de phanères) et sont très caractéristiques de la sous-tribu; le sternite VII - y compris chez *Brulléa* - est une lamelle grossièrement en forme de X, c'est-à-dire avec deux racines antérieures et l'apex profondément bilobé. D'après HERTING (1957 b : 451) les *Cinochirina* présenteraient également ces caractères.

- Chez les *Allophorina*, *Helomyiina* et *Hermiyina*, l'urite VI est télescopique, banal. Le sternite VII des *Allophorina* constitue une robuste gaine allongée pour la tarière pré-génitale et présente deux racines antérieures; son apex est variablement droit et relevé (ex. *Allophora hemiptera*, *Allophorella obesa*, *Brumplallophora aurigera*) ou recourbé ventralement en pointe mousse (*Phasia subcoleoprata*) ou en bec (*Hyalomyia pusilla*) ou encore droit et spatuliforme (*Hyalomyia barbifrons*) ou enfin droit et terminé par deux dents symétriques (*Hyalomyia Pandelléi*).

Le tergite VII des *Helomyiina* constitue une coupe massive, ouverte vers l'arrière; le sternite VII, bien distinct, est épais mais ne se prolonge nullement en gaine pour la tarière.

Le sternite VII des *Hermiyina* est un réceptacle large et épais de la pièce pré-génitale lamellaire.

2° PIÈCES GÉNITALES *s. str.* - Pour utile qu'elle semble, au point de vue descriptif, la distinction des pièces génitales ♀♀ des *Phasiinae* en « piercing ovipositor » et « telescopic ovipositor » (TOWNSEND Man. I : 199 et VII *passim*) introduit, dans les termes, une séparation qui n'existe guère dans les faits.

Les deux types représentent deux modalités extrêmes d'un type plus général et, si une distinction est nécessaire, elle doit, avant tout, reposer, non point sur l'existence ou l'absence de tarière, mais sur l'origine pré- ou post-génitale de la principale pièce ovipositrice.

La compréhension des divers types possibles sera facilitée par l'étude des « sehr merkwürdig gebaute Genitalien » d'*Helomyia lateralis* (BARANOFF 1929 : 16).

Cette espèce présente, en effet, deux particularités des plus intéressantes :

- la pièce pré-génitale (antérieure à l'ouverture vaginale) et la pièce post-génitale sont *simultanément présentes* et toutes deux *également développées*;

- si l'on ignore leur fonctionnement, leur forme de longues lamelles étroites, recourbées vers l'avant est interprétable à volonté comme celle

d'une faible tarière (*Stachel* Baranoff, *Piercer* Townsend, *Legestachel* Herting) ou d'une simple languette.

Chez les autres *Phasiinae*, au contraire, l'une des deux pièces prend un développement plus important que l'autre qui peut même disparaître (d'où difficultés d'interprétations). De plus, ce développement s'accompagne d'une différenciation nette dans le sens d'une tarière ou d'une simple languette. Il s'ensuit quatre possibilités extrêmes :

α) développement prépondérant de la *pièce pré-génitale* (urite VIII), en forme de *tarière à gouttière dorsale* (oberseits ausgehöhlten Stachel, BARANOFF l. c. : 15); c'est le cas des *Allophorina* et des *Leucostomatina* chez lesquels l'urite IX est représenté par un long tube sétifère, plus ou moins membraneux, couvrant au repos la pièce pré-génitale;

β) développement prépondérant de la *pièce pré-génitale* (urite VIII), mais en forme de *languette lamellaire*, plus ou moins arrondie à l'apex, droite ou recourbée vers l'avant; c'est le cas des *Gymnosomatina*, *Ectophasiina*, *Trichopodina* s. str. et *Hermiyina*; l'urite IX semble avoir totalement disparu en tant que parties sclérifiées dans les trois premières sous-tribus, mais un *Endergit* (= tergite IX) existerait encore chez les *Hermiyina* (HERTING 1957 b : 452);

γ) développement prépondérant de la *pièce post-génitale* (urite IX), en forme de *tarière à gouttière ventrale* (unterseits ausgehöhlten Legestachel, BARANOFF l. c. : 9); c'est le cas des *Cylindrophasiina* (cf. TOWNSEND, Man. VII 14) et, typiquement, des *Phasiina* et *Cylindromyiina*; dans ces dernières sous-tribus, l'urite VIII qui n'a pas formé de pièce pré-génitale est représenté dorsalement par une capsule robuste, effilée en pointe ou terminée par deux gros lobes dentiformes; ses éléments ventraux sont deux sclérites admédiaux soudés à l'entrée de l'orifice vaginal;

δ) développement prépondérant de la *pièce post-génitale*, en forme de *languette*; ce cas demeure jusqu'à présent théorique.

En dehors de ces possibilités de développement, il existe des possibilités de réduction simultanées des deux pièces (par exemple chez *Exogaster*, cf. BARANOFF 1929 : 13; RUBTZOVA 1951 : 214).

3° URITES X ET XI - L'urite X est représenté, non point par un segment typique avec tergite dorsal et sternite ventral, mais par deux sclérites latéraux. Ces sclérites, toujours très pileux, sont les « cerci » des auteurs; ils se présentent selon deux modalités distinctes.

Dans le cas des *Leucostomatina*, *Cylindromyiina*, *Phasiina* et *Allophorina* (soit, *grosso-modo*, là où les ♀♀ présentent une tarière), les cerci forment un assez long tube, plus ou moins cylindrique, à l'extrémité duquel se trouve rétractée la papille anale (urite XI).

Dans le cas des *Ectophasiina*, *Gymnosomatina*, *Trichopodina* et *Hermiyina* (soit, *grosso-modo*, là où les ♀♀ sont dépourvues de tarière), les cerci ne s'unissent pas en tube et forment deux larges plaques appliquées au-dessus et de part et d'autre de l'ouverture vaginale; la papille anale (urite XI) fait saillie entre elles, à leur base.

Dans les deux cas, il est facile de suivre par la dissection le trajet du tube digestif jusqu'à la papille anale, évidemment très peu différenciée.

2. — LES ŒUFS

Les œufs des *Phasiinae* ont été décrits, le plus souvent de manière rudimentaire, dans une quarantaine de genres appartenant aux principales sous-tribus (*Leucostomatina*, *Cylindromyiina*, *Phaniina*, *Allophorina*, *Helomyiina*, *Ectophasiina*, *Gymnosomatina*, *Trichopodina* et *Acaulonina*). Les références aux descriptions existantes figurent dans le Chap. III, à propos de chaque sous-tribu.

Utilisant ici les plus sûres de ces données ainsi que de nombreuses observations originales, je suis en mesure d'apporter les précisions qui suivent.

Les œufs des *Phasiinae* sont toujours *macrotypes* au sens de TOWNSEND (1), c'est-à-dire de grande taille et jamais ingérés par l'hôte; ils ne présentent aucun dispositif particulier de débiscence. Leurs dimensions les classent, pour la plupart, parmi les « *medium macrotype* » de TOWNSEND (longueur de 600 à 1 200 μ); j'ai personnellement observé des longueurs variant de 625 μ (*Stylogynomyia nitens*) à 1 000 μ (*Gymnosoma desertorum*) et de 500 μ (*Leucostoma meridiana*) à 1 500 μ (*Chaetocyptera bicolor*).

Mis à part ces caractères généraux, au demeurant capitaux, les œufs de *Phasiinae* présentent des types assez divers, en relation évidente avec les modes de ponte étudiés au Chap. VII. Les deux catégories les mieux représentées et les mieux connues sont :

— les œufs *cylindriques* (i. e. de section plus ou moins circulaire) à *chorion membraneux*; ces œufs, dépourvus de crypte respiratoire sont injectés dans l'hôte (cf. chap. VII) et caractéristiques des *Leucostomatina*, *Cylindromyiina*, *Phaniina* et *Allophorina*;

— les œufs *plan-convexes* à *chorion dorsal épais*; ces œufs pourvus d'une grande crypte respiratoire antérieure sont collés au tégument de l'hôte et caractéristiques des *Ectophasiina*, *Gymnosomatina* et *Trichopodina s. str.*

En dehors de ces deux catégories, l'on observe encore les types d'œufs ci-après :

L'œuf d'*Acaulona brasiliensis* Town., seul œuf connu dans la tribu *Acaulonina*, est décrit par TOWNSEND (Man. VII : 10 et XII : 323, pl. 44, fig. 147 A) comme suit : « Egg *medium macrotype*, subcylindric, more tapered at cephalic end [*sic*], chorion moderately thick and rather sparsely set with half erect scales directed caudad, inserted cephalic end [*sic*] first inside host nymph or adult. Unpublished data supplied by Mr Luiz O. T. MENDES ». Il s'agit du seul œuf de *Phasiinae* où l'on ait noté la présence d'écaillés sur le chorion et c'est pourquoi je le considère comme représentant un type à part; cependant, la connaissance des œufs d'autres espèces d'*Acaulonina* montrerait peut-être qu'il ne représente qu'une variante du type des œufs cylindriques à chorion membraneux.

(1) La distinction entre œufs micro- et macrotypes fut introduite par PANTHEL (1910 : 31) dans le cas des œufs dont le rapport des deux axes principaux n'exécède pas 2,5 (œufs courts); c'est à bon droit que TOWNSEND (Man. I : 37) l'a étendue à tous les œufs de Tachinaires.

L'œuf cylindrique mais pédonculé antérieurement et à chorion épais et réticulé (1) d'*Helomyia lateralis* (cf. RUBTZOY 1947 : 95-96, TCHENNOVA 1947 : 69) est insinué dans les replis du tégument de l'hôte, mais non injecté (cf. DUPUIS, Contr. VI : 555, VIII et Chap. VII ci-après); l'extrémité de son pédoncule a valeur de crypte respiratoire; cet œuf suffirait à lui seul à caractériser la sous-tribu *Helomyiina*.

Sans préjuger de l'existence d'autres types d'œufs, il importe d'examiner avec quelques détails les deux types principaux.

a - Œufs cylindriques injectés dans l'hôte

Le chorion de ces œufs est fort mince; je lui ai trouvé, chez *Allophorella obesa*, une épaisseur d'environ $1,5 \mu$, ce qui me paraît un ordre de grandeur valable pour tous les œufs de ce type. Cette faible épaisseur entraîne une extrême fragilité des œufs recueillis sur les genitalia des ♀♀ et explique la difficulté de retrouver l'œuf dans l'hôte après l'éclosion de la larve I.

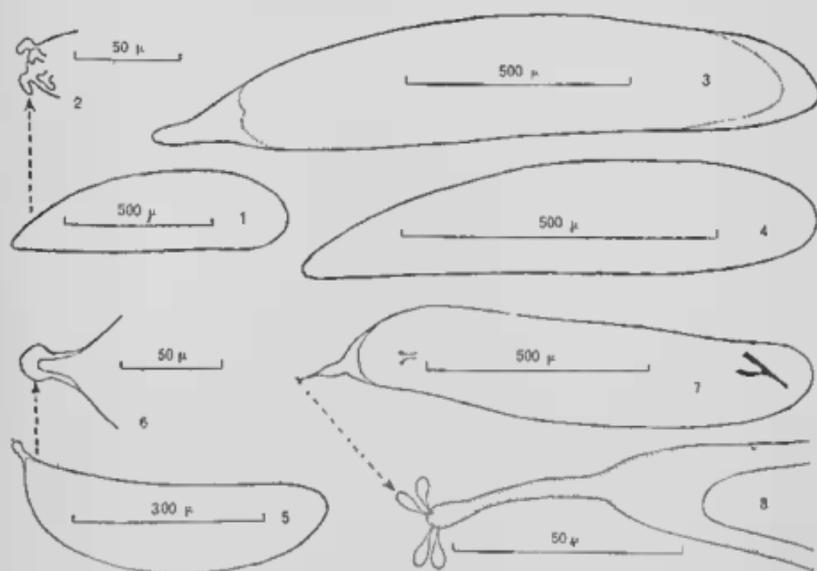


FIG. 1-8. — Œufs cylindriques à chorion membraneux chez divers Phasiinae; pôles antérieurs à droite. - 1 : *Hyalomyia pusilla*. - 2 : *H. pusilla*, détail du pôle postérieur. - 3 : *Allophora hemiptera*. - 4 : *Allophorella obesa*. - 5 : *Leucostoma meridiana*. - 6 : *L. meridiana*, détail du pôle postérieur. - 7 : *Cylindromyia brassicaria* ou affinis; œuf en cours de développement, extrait de l'hôte; noter l'armature bucco-pharyngienne de la larve I au pôle antérieur. - 8 : *C. brassicaria*, détail du pôle postérieur.

Le chorion, dépourvu de crypte respiratoire, est en général parfaitement hyalin. TOWNSEND (Man. VII : 38, 107) mentionne chez *Allophorellopsis* (*Allophorina*) et *Ecalocypterops* (*Cylindromyina*) une fine réticulation choriale que j'ai également observée chez *Allophorella obesa*.

TABLEAU B
ŒUFS A CHORION MEMBRANEUX
DE QUELQUES PHASIINAE PALÉARCTIQUES

| ESPÈCES | FORME GÉNÉRALE | DIMENSIONS | |
|--|---|--------------------|----------------|
| | | L | Ø |
| CYLINDROMYIINA | | | |
| <i>Cylindromyia brevicornis</i> | Régulièrement cylindrique, droit, pôle postérieur avec un très petit mucron. | 1 100 µ | 160 µ |
| <i>Cylindromyia pilipes</i> | Régulièrement cylindrique, droit, pôle postérieur prolongé en filament. | 740 µ | 100 µ |
| <i>Neocyptera auriceps</i> | Cylindrique, droit, pôle postérieur mucroné. | 650 µ | 125 µ |
| * <i>Chaetocyptera bicolor</i> ⁽¹⁾ | Régulièrement cylindrique, droit, pôle postérieur prolongé par un filament d'environ 125 µ. | 1 570 µ | 225 µ |
| PHANIINA | | | |
| * <i>Weberlia pseudofunesta</i> | Droit, effilé à un pôle. | 725 µ | 175 µ |
| LEUCOSTOMATINA | | | |
| <i>Leucostoma meridiana</i> | Œuf assez massif, largement arrondi à un pôle, pourvu à l'autre d'un petit mucron en forme de pommeau, long d'environ 30 µ. | 500 µ | 140 µ |
| ALLOPHORINA | | | |
| <i>Allophora hemiptera</i> | Droit, pôle postérieur effilé, avec un mucron d'environ 100 µ. | 1 320 à 1 510 µ | 270 à 280 µ |
| <i>Allophorella obesa</i> | Droit, pôle postérieur effilé, pôle antérieur largement arrondi. | 760 à 840 µ | 160 à 180 µ |
| <i>Phasia subcoleoprata</i> | Cylindrique, droit, non mucroné. | 1 100 µ | 175 µ |
| <i>Hyalomyia pusilla</i> | Légèrement arqué, pôle postérieur effilé, avec 4 très petits crochets, pôle antérieur largement arrondi. | 560 µ | ? |
| <i>Hyalomyia barbifrons</i> | Fortement arqué, pôle postérieur effilé, pôle antérieur très largement arrondi. | 560 µ | ? |
| <p>(¹) Les œufs marqués de l'astérisque sont les plus grands de ceux trouvés à la dissection des ♀♀; les dimensions des autres sont données d'après des œufs réellement mûrs, expulsés par les ♀♀, mais n'ont qu'une valeur approximative, étant donné la diversité des mesures (œufs libres en chambre humide, œufs entre lame et lamelle, etc.) et le petit nombre d'œufs examinés. Pour <i>Phasia subcoleoprata</i>, Ruzsov (1947 : 88) donne des dimensions inférieures concernant, il est vrai, l'œuf extrait de l'ovaire.</p> | | | |

L'un des pôles de l'œuf est fréquemment plus ou moins effilé ou mucroné, voire prolongé par un petit filament. Ces différenciations (fig. 2, 6, 8) sont très fragiles.

Je tiens à souligner que, chez les *Allophorina*, lorsque l'œuf présente un pôle effilé (fig. 1, 3, 4), ce pôle, d'après LABOULBÈNE (1884 : 21) et toutes mes observations personnelles, sort le premier des voies génitales ♀♀. Le pôle arrondi, vu sa position dans la ♀, représente donc le pôle antérieur; au demeurant, c'est bien à ce pôle que la tête de la larve I commence à se développer, ainsi que je l'ai observé chez toutes les espèces dont j'ai élevé les œufs en chambre humide. La mention, par TOWNSEND (Man. VII : 38, 40, 53, 67), d'œufs d'*Allophorina* « tapered at cephalic end » est donc exactement inverse de la réalité.

De même, chez *Acaulona peruviana* (TOWNSEND l. c. 10) le pôle effilé de l'œuf étant injecté dans l'hôte, sort évidemment le premier des voies génitales ♀♀, et, dans ces conditions, ne représente certainement pas le pôle céphalique.

Chez les *Cylindromyia*, TOWNSEND (l. c. : 89, 110, 137) considère les différenciations polaires des œufs comme postérieures; ceci est conforme à la réalité, ainsi que je l'ai vérifié sur un œuf de *Cylindromyia* sp. en cours de développement dans l'hôte (fig. 7).

Je présume donc – sans toutefois avoir noté le sens de sortie des œufs en question ni étudié leur incubation – que les différenciations polaires des œufs de *Phanina* et *Leucostomatina* (fig. 5, 6) sont postérieures comme chez les *Allophorina*, *Acaulonina* et *Cylindromyia*.

A titre de contribution originale à la connaissance des œufs à chorion membraneux, je donne, dans les fig. 1 à 8 et dans le Tabl. B, les caractéristiques de ceux de quelques espèces paléarctiques.

b - Œufs plan-convexes collés sur l'hôte

En raison de leur robustesse, ces œufs se prêtent bien aux manipulations et se retrouvent aisément sur l'hôte. Mais, sans la bonne étude de l'œuf de *Gymnosoma* sp. par PANTEL (1910 : 32, 47, 100), ils ne seraient pas mieux connus que les précédents.

J'ai personnellement examiné les œufs de tous les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina* d'Europe et ceux de *Trichopoda pennipes*; ces œufs ont en commun une nette dissymétrie dorso-ventrale, d'où l'épithète « plan-convexe », mais, en fait, ils offrent certaines variantes qu'il importe de préciser.

1° Les œufs de *Trichopoda pennipes* et des *Ectophasiina* (fig. 10, 47, 48) et *Gymnosomatina* d'Europe (fig. 9, 49 à 52), à l'exception de ceux de *Gymnosoma dolycoridis* et *G. carpocoridis*, sont strictement plan-convexes.

Le chorion ventral, plan et mince adhère à l'hôte par la totalité de sa surface; la larve I le perce à l'éclosion.

Le chorion dorsal est une calotte d'ellipsoïde, plus ou moins régulier, présentant une réticulation à mailles polygonales allongées, variablement marquée selon les espèces.

Dans la majorité des espèces, son épaisseur, mesurée en coupe optique selon la convention de PANTEL (1912 : 21), est de l'ordre de 5 à 10 μ et uniforme (cf. fig. 9, 10, 47, 52); chez *Ectophasia rubra*, elle s'accroît assez

brusquement au pôle postérieur (fig. 48) ; chez plusieurs *Gymnosoma*, où elle est déjà très appréciable au voisinage de la crypte, elle se renforce progressivement d'avant en arrière (fig. 49, 50) jusqu'à atteindre $100\ \mu$ chez certaines *G. desertorum* (fig. 51).

Une crypte respiratoire unique existe au pôle antérieur de l'œuf de toutes les espèces (sur l'orientation de l'œuf, v. Chap. VI, Sect. D). Il s'agit d'une cavité lenticulaire creusée dorsalement ou apicalement entre les deux limitantes externe et interne du chorion et qui renferme de nombreux « piliers » serrés, normaux à la surface de l'œuf. La crypte offre donc, en vue latérale, l'aspect d'une zone striée et, en vue dorsale, celui d'une plage claire, plus ou moins pointillée. Au-dessus et autour de la crypte, les polygones allongés de la réticulation générale du chorion font place à des mailles plus grandes et plus irrégulières.

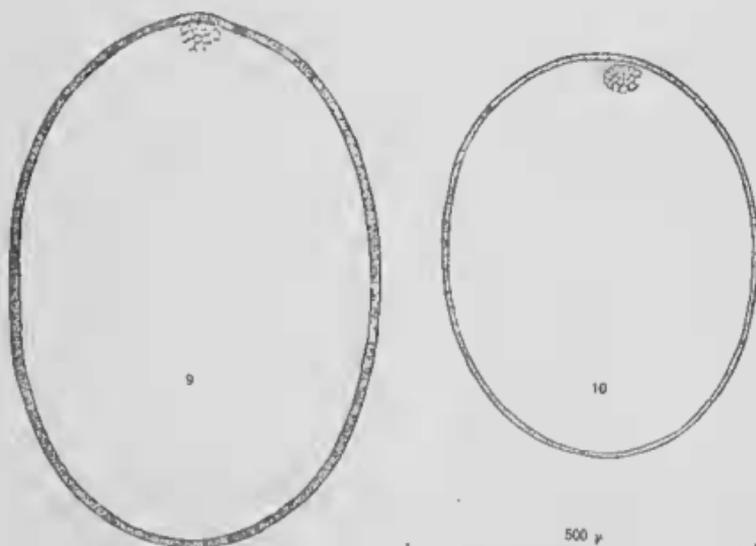


FIG. 9-10. — Œufs plan-convexes à chorion dorsal épais des *Ectophasiini*; senles sont représentées la coupe optique du chorion et la crypte respiratoire antérieure (en haut); la réticulation superficielle et le « ciment » périphérique ont été négligés. — Échelle commune. — 9 : *Cystogaster globosa* (*Gymnosomatina*). — 10 : *Subctylia rotundiventris* (*Ectophasiina*) [v. également les fig. 47-54].

Qu'elle soit circulaire ou ovale, la crypte est de dimensions notables (diamètre $37-60\ \mu$ chez *Cystogaster globosa*; grand diamètre : $115-142\ \mu$ chez *Gymnosoma desertorum*). Sa position et ses dimensions sont sensiblement constantes dans chaque espèce.

Le micropyle (que MICHALK 1935 : 134 et CLANCY 1946 a : 328, confondent avec la crypte) est une petite dépression infundibuliforme du chorion, ventrale ou latérale par rapport à la crypte.

2° L'œuf de *Gymnosoma carpocoridis* (fig. 54) est également strictement plan-convexe. Il adhère à l'hôte par la totalité de son chorion ventral, mais son chorion dorsal est fort mince et, par suite, sa crypte, quoique exac-

tement du même type que précédemment, fait saillie antérieurement au pôle même de l'œuf. Le pôle postérieur est indifférencié; la larve à l'éclosion perfore le chorion ventral.

3° L'œuf de *Gymnosoma dolycoridis* (fig. 53) s'écarte considérablement du type banal; il rappelle pour partie le type précédent, car son chorion général est mince, dorsalement comme ventralement, et sa crypte parfaitement apicale. Sa section transverse n'est cependant pas un segment de cercle ou d'ellipse, mais, au pôle antérieur, une ellipse tout entière; de plus, la face ventrale n'adhère à l'hôte que par sa partie postérieure.

La différenciation du pôle postérieur est d'un type jusqu'à présent unique chez les Tachinaires (cf. Contr. XI : 133). Le chorion polaire est très épais antérieurement et sur les côtés; dorsalement cet épaississement se continue par deux petites ailettes triangulaires symétriques. Épaississement et ailettes s'ornent d'une réticulation grossière très marquée.

La larve I, à l'éclosion, perfore presque indifféremment le chorion ventral postérieur ou le chorion dorsal postérieur entre les ailettes.

4° L'œuf de *Xanthomelanodes atripennis* (Say) (= *Erythrophasia atripennis* Town.) (*Trichopodina*) a été décrit comme suit par TOWNSEND (Man. VII : 17) : « Egg medium macrotype, elongate, elliptic, thick, fully 2 1/2 times as long as wide, a little flattened on one side, chorion thick and whitish; immature egg is long oval and not appreciably flattened ».

Le rapport élevé des deux dimensions et le faible aplatissement mentionnés dans cette trop sommaire description permettent de suspecter une nouvelle variante du type plan-convexe.

3. — LES LARVES

La morphologie des larves de Diptères Cyclorhaphes a fait l'objet de nombreux travaux, pour la plupart recensés par HENNIG (1952 : 118-489) et dont les plus importants me paraissent ceux de KEILIN (1915), SNOODGRASS (1924) et THOMSEN (1935).

L'importance diagnostique des formes larvaires et la possibilité de leur détermination sont connues depuis longtemps et, dans le cas de Tachinaires, THOMPSON (1923 b : 137) a excellemment insisté sur ces deux points. Cependant, ainsi que HENNIG (*l. c.* : 461-465) l'a souligné, les données accumulées dans les travaux descriptifs n'offrent qu'une portée taxinomique limitée. C'est qu'en effet, les larves, difficiles à obtenir et plus encore à déterminer, sont loin d'avoir été inventoriées et décrites, comme les adultes, dans un souci de classification.

Dans le cas des *Phasiinae*, les premières descriptions utilisables remontent seulement à NIELSEN (1909, 1916) et les formes connues demeurent peu nombreuses, comme l'attestent les références données à propos des larves de chaque sous-tribu dans le Chap. III.

Grâce à mes observations originales, je compléterai, ici et dans le dit chapitre, les informations existantes, afin de montrer dans quelle mesure les caractères des larves peuvent servir à la diagnose des sous-tribus.

Ne pouvant donner toutes les figures et mensurations nécessaires, et n'ayant d'ailleurs en vue que les diagnoses sous-tribales, je négligerai

entièrement la question des déterminations génériques et spécifiques des larves. Je rappellerai simplement que cette détermination est parfaitement possible dans certains cas privilégiés (par exemple *Atlophorina* paléarctiques, cf. Contr. VIII). Il appartiendra donc, à chaque chercheur, dans le cadre des faunes locales à étudier, de réunir des matériaux de comparaison, déterminés en appliquant l'une ou l'autre des méthodes ascendante et descendante préconisées au Chap. I.

Sauf avis contraire, mes descriptions, ici et dans le Chap. III, concernent des larves à armature bucco-pharyngienne sclérifiée au maximum et à spinulation bien complète. Les délais d'acquisition de ces structures définitives, à l'éclosion et lors des mues, sont précisés aux Chap. VIII et IX.

a - Larves I

Les larves I ⁽¹⁾ de *Phasiinae* sont d'un type extrêmement simple : leur tégument ne porte aucunne grande plaque sclérifiée étendue (à la différence des planidia des *Ormiina*, *Macquartiina* et autres) et leur extrémité postérieure ne possède ni appendices ni crochets (à la différence des larves I de nombreux *Deziinae*). Elles sont toutes *métapneustiques*, ne présentant, en fait de stigmates, que ceux de la paire postérieure.

Les caractères distinctifs de ces larves se réduisent donc à ceux de l'armature bucco-pharyngienne, des stigmates postérieurs et de la spinulation. J'en donne, ci-après, un aperçu original, d'après les matériaux à ma disposition.

Sans préjuger de ce que pourrait apporter l'étude des formes exotiques, il ressort de cet aperçu que les caractères des larves I ont, pour la délimitation des sous-tribus, une très réelle valeur diagnostique, bien supérieure notamment à celle des caractères des larves II et III.

1° ARMATURE BUCCO-PHARYNGIENNE — Chez les larves I de *Phasiinae*, l'armature bucco-pharyngienne est bien développée en toutes ses parties; sa conformation, telle que je l'ai étudiée chez *Leucostoma analis* (Mg.) s. str. (Contr. XV : 80-81) se retrouve dans l'ensemble de la sous-famille.

L'armature se compose de deux plaques latérales représentant les parois plus ou moins sclérifiées de la cavité pharyngienne et réunie ventralement par le plancher de cette même cavité. Ces plaques divergentes vers l'arrière sont coalescentes à l'avant où elles forment un crochet buccal impair pouvant saillir hors de la cavité buccale. Chaque plaque latérale se divise vers l'arrière en une aile dorsale et une aile ventrale.

J'ai nommé *pars labialis* le crochet buccal impair, *pars hypostomatis* la partie antérieure indivise de chaque plaque latérale, *pars dorsalis* et *pars ventralis* ses ailes dorsale et ventrale. Toutes ces parties sont en continuité parfaite, sans aucune articulation.

Le plancher de la cavité bucco-pharyngienne, au niveau de la *pars hypostomatis*, forme un petit sclérite impair dit *infrahypostomal*.

La cavité buccale peut être sclérifiée dorso-latéralement en une *ligule labiale impaire* ou bien présenter à son orifice deux lèvres symétriques.

(1) L'argumentation de PANTEL (1910 : 192), pour justifier l'application aux Tachinaires des termes « larve primaire, secondaire... », déjà en usage chez les insectes à hypermétamorphoses, ne me paraît pas, en toute rigueur, convenable et je préfère parler de larves I, II et III.

Il existe, chez les *Phasiinae* au stade I, deux types principaux d'armature bucco-pharyngienne.

Dans le premier type, la *pars labialis* est une pointe simple, plus ou moins longue, en forme d'âlène variablement recourbée; ce type d'armature est celui des *Leucostomatina* (fig. 11, 36), *Cylindromyiina* (fig. 37), *Phantina*, *Allophorina* (fig. 67-68), *Helomyiina* (cf. DUPUIS, Contr. VIII, fig. 5 et 5 bis) et *Trichopodina* (*Trichopoda*, cf. BEARD, 1940 fig. 10; *Bogosiella*, fig. 38).



Fig. 11-12. — Les deux principaux types d'armature bucco-pharyngienne des larves I de *Phasiinae*; vues latérales. — Échelle commune. — 11: *Leucostoma meridiana*; noter la *pars labialis* en forme d'âlène. — 12: *Gymnosoma clavata*; noter la *pars labialis* serratulée ventralement et les lèvres buccales.

Dans le second type, la *pars labialis* trouquée à l'apex présente ventralement une série de plusieurs petites dents; ce type est propre aux *Ectophasiina* (fig. 41) et *Gymnosomatina* (fig. 12).

L'existence d'une série de petites dents à l'apex de la *pars labialis* ne constitue nullement une adaptation indispensable à la perforation de l'œuf et du tégument de l'hôte. En effet, elle n'existe pas chez les *Helomyiina* et *Trichopodina* dont les larves I, comme celles des *Ectophasiini*, se trouvent cependant dans la nécessité de pénétrer d'elles-mêmes dans l'hôte. Pour cette raison, je considère le caractère de la denticulation de la *pars labialis* comme ayant une signification plus phylétique que physiologique.

Par contre, la possession de deux lèvres apicales annexes de l'armature bucco-pharyngienne est commune aux représentants des sous-tribus dont l'œuf est pondu sur l'hôte: *Ectophasiina* (fig. 42), *Gymnosomatina* (fig. 12), *Helomyiina* (Contr. VIII, fig. 5 bis) et *Trichopodina* (*Bogosiella*, fig. 38). Pour cette raison, ce caractère me paraît purement « adaptatif » et sans grande valeur phylétique.

A ma connaissance, ces lèvres ont échappé à tous les observateurs sauf VIKTOROV (1960 : 100); NIELSEN (1916 : 15) signale simplement qu'on observe chez *Cystogaster globosa* une paire de petites baguettes chitineuses (Kitinstave) en avant du squelette pharyngien. Le fait que BEARD (1940, fig. 10) ne les figure pas chez la larve de *Trichopoda pennipes* n'implique donc pas avec certitude que ces lèvres fassent défaut dans cette espèce.

Dans les autres sous-tribus, l'œuf est injecté dans l'hôte et une ligule labiale dorsale impaire, plus ou moins développée latéralement, tient la place de ces lèvres.

Outre ces différences structurales, les armatures bucco-pharyngiennes des larves I présentent, dans les diverses sous-tribus, des silhouettes (vues latérales) bien distinctes selon la forme et le degré de sclérisation des parties constitutives. Ces caractéristiques, d'un grand intérêt diagnostique, seront précisées, au Chap. III, dans l'étude analytique des sous-tribus.

2° STIGMATES POSTÉRIEURS — Les stigmates postérieurs des larves I de *Phasiinae* sont petits et discrets et ne portent aucune soie sensorielle.

Chez les *Leucostomatina* (fig. 14) ils s'ouvrent chacun, par deux orifices ronds, à l'apex d'un manchon sclérisé, brièvement saillant, entourant l'atrium stigmatique.

Dans les autres sous-tribus dont j'ai examiné les stigmates au stade I, les orifices stigmatiques affleurent au niveau du tégument.

Chez les *Cylindromyiina* (fig. 15) et chez les *Phaniina*, chaque stigmate présente un orifice rond unique.

Chez les *Allophorina* (fig. 16), *Helomyiina*, *Ectophasiina* (fig. 43), *Gymnosomatina* (fig. 17) et *Trichopodina*, chaque atrium stigmatique est, au contraire, divisé en deux à l'apex et s'ouvre par deux orifices ou un orifice bilobé. J'ai figuré naguère, chez *Helomyia* (Contr. VIII, fig. 7 bis), d'après une préparation mal orientée, des orifices simples qui ne correspondent pas à la réalité.



FIG. 13. — Larve I d'*Ectophasia rostrata*, vue d'ensemble montrant la spinulation; noter les spinules serrées à la face ventrale des trois premiers segments [v. fig. 41-43 le détail de la morphologie de cette larve].

3° SPINULATION — La spinulation des larves I de *Phasiinae* est pauvre, en comparaison de celle d'autres Tachinaires, telles que, par exemple, les *Echinomyiinae*; elle comprend des spinules à pointe dirigée vers l'arrière et des spinules à pointe dirigée vers l'avant.

o) Les spinules à pointe antérieure, présentes dans toutes les sous-tribus (1), forment une ceinture de plusieurs rangées complètes à l'arrière de chacun des deux derniers segments de la larve, avec en outre, chez les *Phaniina*, des aires ventrales sur tous les segments abdominaux. Dans

(1) Y compris (cf. fig. 15) chez les *Cylindromyiina*, contra NIELSEN (1909 : 77).

certain cas, j'ai pu m'assurer, *in vitro* (cf. Chap. VIII), que ces ceintures n'apparaissent (*Allophora hemiptera*, *Phasia subcoleoprata*) ou ne sont étudiables (*Helomyia lateralis*) qu'un certain temps après l'éclosion; il importe donc, pour reconnaître ou infirmer leur existence, de disposer de larves I suffisamment âgées.

Dans les sous-tribus ne présentant que deux ceintures de spinules à pointe antérieure, les spinules de l'AVANT-DERNIER SEGMENT sont plus petites que celles du segment suivant et n'offrent rien de bien caractéristique.

Les spinules du DERNIER SEGMENT sont à peu près toutes identiques chez les *Allophorina*. Dans les autres sous-tribus, au contraire, je les ai trouvées différenciées selon leur position par rapport aux stigmates et, ceci, qu'il s'agisse de larves injectées dans l'hôte ou y pénétrant d'elles-mêmes.

Chez les *Leucostomatina* (fig. 14), elles sont disposées en une douzaine de rangs ventraux et latéraux d'épines fines et deux aires supra- et infra-stigmatiques d'épines « placoides » plus grandes.

Chez les *Cylindromyina* (fig. 15), il existe une aire ventrale de grosses épines « placoides ».

Chez les *Ectophasiina* (fig. 39) et *Gymnosomatina* (fig. 17), les épines les plus grandes sont très longues et étroites et forment deux aires parastigmatiques à droite et à gauche. On notera que NIELSEN (1916 : 14) a qualifié les grandes spinules du dernier segment chez *Cystogaster globosa* de « bagudrettede » (dirigés vers l'arrière); il ne s'agit là que d'un *arte facte*, l'auteur ayant examiné une larve à extrémité postérieure rétractée (Bagenden indtrukket).

Chez les *Helomyiina*, les épines latérales paraissent également plus grosses; je n'ai malheureusement pas eu à ma disposition de préparation meilleure que celle déjà figurée (Contr. VIII, p. 521, fig. 7 bis).

Les larves I de *Phasiina*, à la différence de celles des sous-tribus qui précèdent, ont plus de deux ceintures de spinules à pointe antérieure. Elles possèdent : à l'arrière du dernier segment une ceinture de spinules banales, toutes identiques; à l'arrière de l'avant-dernier segment, une ceinture complète de spinules banales dorsalement et sur les côtés, mais très petites et placoides sur une aire médiane ventrale; à l'arrière de chacun des 6 pre-

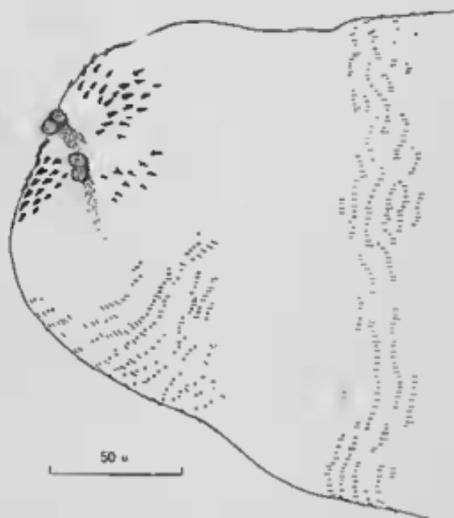


FIG. 14. — Larve I de *Leucostoma analis* s. str., extrémité postérieure et stigmates (d'après DUPUIS, Contr. XV, fig. 4).

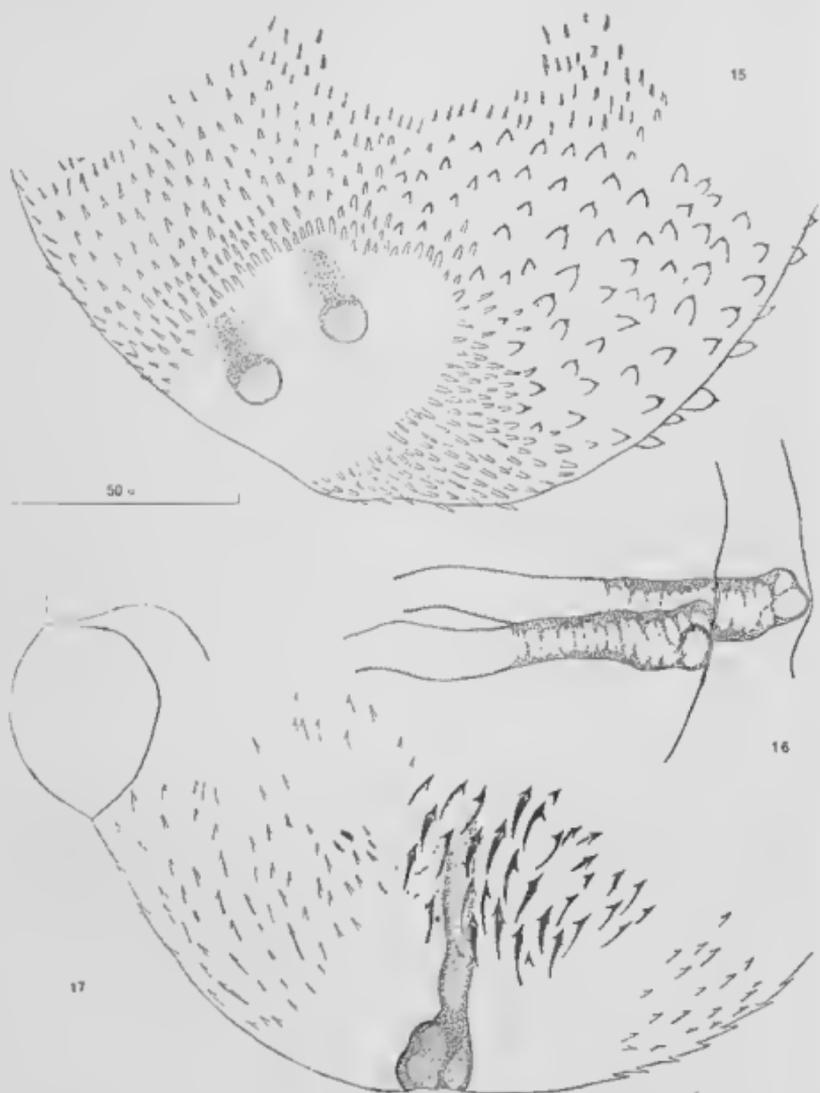


FIG. 15-17. — Larves I, extrémités postérieures, stigmates postérieurs. — Échelle commune. — 15 : *Cylindromyia brassicaria* ou affine; vue apicale; noter les grosses épines placoides à pointe antérieure. — 16 : *Atlophora hemiptera*; l'échantillon est une larve éclosante dont la spinulation n'est pas encore développée et dont seuls sont figurés les stigmates en vue latérale. — 17 : *Gymnosoma clavata*; vue latérale, un seul stigmate figuré; noter la papille anale légèrement saillante ventralement et les grosses épines latérales à pointe antérieure.

niers segments abdominaux, une aire médiane ventrale de spinules identiques à celles de même position sur l'urite VII, et dont le nombre décroît d'arrière en avant.

§) Les *spinules à pointe postérieure* sont caractéristiques de la région antérieure de tout ou partie des segments thoraciques et des 7 premiers segments abdominaux. Leur différenciation et leur distribution varient beaucoup selon les sous-tribus. Il s'agit soit de pointes fines ou de microplaques arrondies, toutes très réfringentes, soit de grosses épines lobées, peu réfringentes, et pouvant facilement passer inaperçues. On les observe plus aisément sur le vivant qu'en préparation.

Ces spinules présentent leur développement maximum dans les tribus à œufs pondus sur l'hôte (*Helomyiina*, *Trichopodina*, *Ectophasiina*, *Gymnosomatina*), où elles constituent dix ceintures complètes de plusieurs rangs de spinules à l'avant de chacun des 3 segments thoraciques et des 7 premiers segments abdominaux.

Chez *Helomyia* (fig. 65-66), toutes ces spinules fines et droites sont à peu près identiques.

Chez les *Trichopodina*, les 10 ceintures de spinules des segments antérieurs ont été signalées par BEARD (1940 : 628 et fig. 10) chez *Trichopoda pennipes*, sans que l'auteur précise cependant la direction et la forme de ces spinules.

Chez les *Ectophasiina* (fig. 13) et chez les *Gymnosomatina*, chacune des 10 ceintures de spinules comprend, à l'avant, quelques rangs de spinules étroites et, à l'arrière, quelques rangs de spinules plates, voire presque rondes (cf. NIELSEN 1916, fig. 14, 22); en outre, les spinules plates de la région ventrale des 3 segments thoraciques sont extrêmement serrées, simulant l'aspect d'une plaque pectinée (fig. 13).

Dans toutes les autres sous-tribus (celles dont les œufs sont injectés dans l'hôte), l'armement d'épines à pointe postérieure est toujours plus ou moins incomplet.

Chez les *Leucostomatina*, *Phaniina* et *Allophorina*, il n'existe que 9 ceintures de spinules, le premier segment thoracique en étant dépourvu. Chez les *Leucostomatina*, ces 9 ceintures de spinules paraissent complètes; les spinules sont grosses, peu réfringentes et je les ai précédemment qualifiées (Contr. XV : 80) de « papilles digitiformes ». Chez les *Phaniina* et chez les *Allophorina*, les 9 ceintures sont incomplètes, purement dorsales et peu étendues latéralement; leurs spinules sont, selon les cas, larges et peu réfringentes (*Phaniina*, *Allophora hemiptera*) ou très fines et fort réfringentes (*Phasia subcoleoptera*).

Chez les *Cylindromyiina*, les spinules à pointe postérieure n'existent qu'à l'avant du milieu de la face ventrale des 7 premiers segments abdominaux; elles sont peu nombreuses, grandes et fort peu réfringentes, ce qui explique que NIELSEN (1909 : 77) ait tenu la larve I de *Cylindromyiia* pour inerte.

b - Larves II

Les larves II de *Phasiinae* sont d'un type plus homogène que les larves I, de sorte que les caractères diagnostiques tirés du stade II pour les sous-tribus seront relativement peu nombreux.

Utilisant, ici encore, mes matériaux personnels, de préférence aux descriptions trop sommaires des auteurs, je passerai en revue la diversification de l'armature bucco-pharyngienne, celle des stigmates postérieurs et quelques caractères particuliers propres à certaines sous-tribus.

1° ARMATURE BUCCO-PHARYNGIENNE — Outre la disparition de la ligule impaire ou des lèvres, cet appareil se caractérise, au stade II, par l'individualisation de la *pars labialis* qui forme deux crochets buccaux symétriques indépendants de la base de l'armature.

De plus, l'on distingue nettement, dans celle-ci, en avant des ailes dorsales et ventrales, une partie intermédiaire formée de deux branches latérales longues et étroites, réunies par un pont ventral; cette pièce intermédiaire est, selon les cas, séparée ou non du reste de l'armature.



FIG. 18-19. — Larves II, armatures bucco-pharyngiennes dans des sous-tribus où l'aile dorsale se prolonge au-dessus de la pièce intermédiaire; vues latérales. — Échelle commune. — 18: *Cylindromyia brassicaria* ou affine; la dent de l'aile ventrale est à peine marquée. — 19: *Altophora hemiptera*; la dent de l'aile ventrale est fort nette; noter la sclérisation déficiente de l'arrière de l'aile dorsale, courante chez les *Altophorina*.

Il existe, chez les *Phasiinae* au stade II, deux types principaux d'armature bucco-pharyngienne.

Dans le premier type, chacune des ailes dorsales envoie en avant, bien au-dessus de la pièce intermédiaire, un prolongement continu qui se raccorde avec son symétrique au-dessus de la base des crochets buccaux. Ce type

se rencontre chez les *Cylindromyina* (fig. 18), *Phasiina*, *Allophorina* (fig. 19) et *Helomyiina* (Contr. VIII, fig. 11).

Dans le second type, le développement dorso-antérieur des ailes dorsales au-dessus de la région intermédiaire est nul; ce type s'observe chez les *Ectophasiina* (fig. 44) et chez les *Gymnosomatina* (fig. 21).

Les *Leucostomatina* (fig. 20) appartiennent à un type ambigu, en ce sens que les prolongements antérieurs des ailes dorsales ne sont guère sclérifiés et peuvent être abrégés, fractionnés ou abaissés à proximité de la pièce intermédiaire, de sorte qu'il est difficile d'affirmer nettement leurs homologies.

Quant aux crochets buccaux, les larves II de *Phasiinae* sont également de deux types. Chez les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina*, chaque crochet présente une pointe très longue, très fine et très recourbée et, en outre, une racine dorsale longue et aiguë (fig. 21, 44).



FIG. 20-21. — Larves II, armatures bucco-pharyngiennes. — Échelle commune. — 20 : *Dioznaea forcipata*, vue de 3/4. — 21 : *Gymnosoma clavata*, vue latérale; noter la courbure des crochets buccaux et leur longue racine dorsale [comparer avec la fig. 44].

Dans toutes les autres sous-tribus, les crochets buccaux plus ou moins massifs, n'ont ni pointe grêle très courbée, ni longue racine dorsale aiguë.

Les armatures bucco-pharyngiennes des larves II se distinguent encore, d'une sous-tribu à l'autre, par le profil du bord dorsal de l'aile ventrale, la forme des crochets buccaux, etc. Ces faits seront examinés au Chap. III.

Je négligerai totalement ici, l'étude des petits sclérites annexes de l'armature bucco-pharyngienne dont j'ai donné un aperçu précédemment (Contr. XV : 84-85, 88-89).

2° STIGMATES POSTÉRIEURS — Les stigmates postérieurs des *Phasiinae* au stade II sont plus grands et mieux différenciés qu'au stade I; l'atrium se divise toujours en deux chambres stigmatiques et parfois trois (par bipartition de l'une, cf. fig. 24, 25 et Contr. VIII : 526, fig. 10), sans que ces variantes soient obligatoirement symétriques. Les orifices stigmatiques correspondants sont circulaires ou linéaires et variablement complexes. Un rudiment de manchon stigmatique existe dans le genre *Dionaea* (fig. 23).

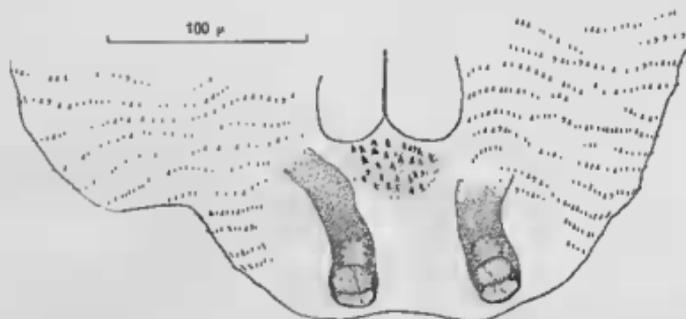


FIG. 22. — Larve II de *Leucostoma analis* s. str., extrémité postérieure et stigmates, vue ventrale; noter l'aire infrastigmatique de grosses spinules (d'après Dupuis, Contr. XV, fig. 7).

D'importantes différences s'observent entre sous-tribus ou genres, en ce qui concerne la sétulation sensorielle des stigmates postérieurs. J'ai rencontré les types suivants :

- absence totale de soies (par exemple chez *Leucostoma* — fig. 22 — et *Cylindromyia*);
- présence de 4 soies simples (par exemple chez les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina*, fig. 26, 45);
- présence de 4 bouquets de soies simples (par exemple chez *Allophora* — fig. 25 — et *Helomyia*);
- présence de 4 soies palmées (par exemple chez *Dionaea*, fig. 23).

Faute d'une enquête assez étendue, la signification taxinomique de ces différences reste à établir.

3° CARACTÈRES PARTICULIERS, PROPRES A CERTAINES SOUS-TRIBUS — Les larves II de *Phasiinae* possèdent dans toutes les sous-tribus, une ceinture continue de plusieurs rangs de spinules à pointe antérieure, à l'apex de chacun des deux derniers segments.

Dans la plupart des sous-tribus, ces épines, à peu près toutes identiques, sont les seules qu'offre la larve. Chez les *Leucostomatina* cependant,

le dernier segment porte deux aires infra- et suprastigmatiques bien individualisées d'épines plus grosses (fig. 22) et, autre caractère singulier, la région ventrale antérieure du premier segment thoracique présente plusieurs rangs de spinules à pointe postérieure.

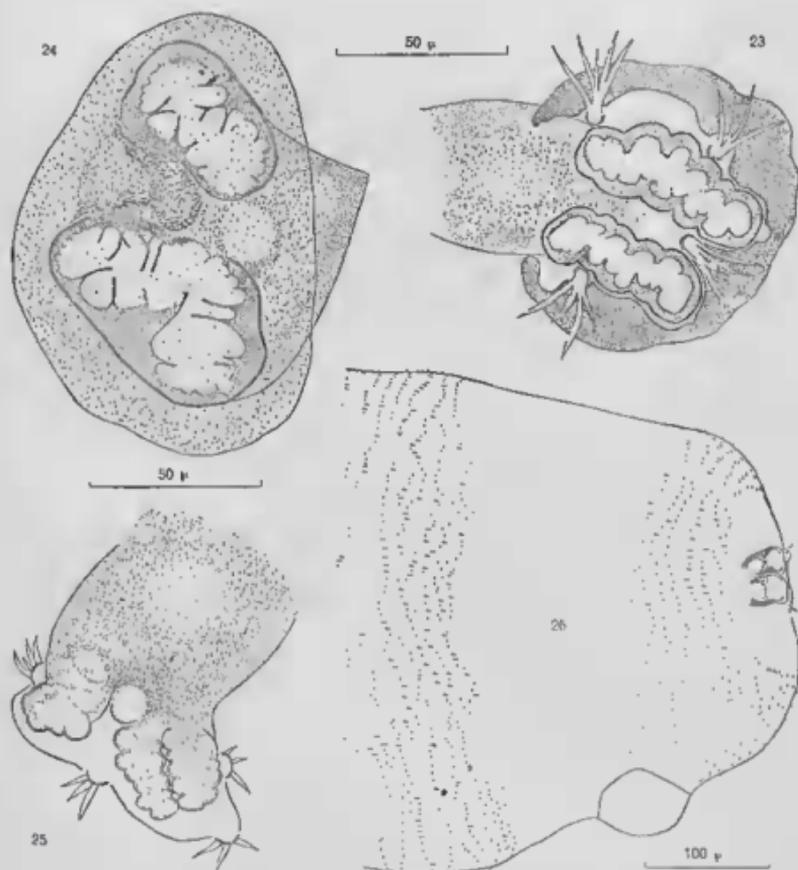


FIG. 23-26. — Larves II de divers *Phasiinae*, stigmates postérieurs. — 23: *Dionaea forcipata*, un seul stigmate; noter la sclérisation péristigmatique et les 4 sensilles palmées. — 24: *Chaetocyptera bicolor*, un seul stigmate; observer la tendance à la bipartition de la fente stigmatique inférieure. — 25: *Allophora hemiptera*, un seul stigmate; noter les 4 bouquets de sensilles et la bipartition presque totale de la fente stigmatique inférieure. — 26: *Gymnosoma clavata*, extrémité postérieure, vue latérale, un seul stigmate figuré; noter les sensilles stigmatiques isolées [comparer avec la fig. 45].

Les larves II de *Phasiinae* sont, en majorité, métapneustiques. J'ai toutefois pu constater que les larves II de *Weberia* possèdent des stigmates antérieurs d'un type d'ailleurs banal chez les Tachinaires à ce stade

(cf. fig. 27). La signification de ce caractère, exceptionnel chez les *Phasiinae*, mais qui se retrouve aussi chez certaines larves III, sera discuté à propos de celles-ci.

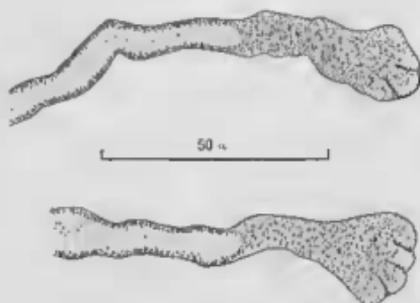


FIG. 27. — Larve II de *Weberia incrassata*, stigmata antérieurs (d'après une exuvie).

Enfin, chez les *Cylindromyliina*, le dernier segment de la larve II présente, ventralement, une importante vésicule anale, très saillante et bien caractéristique, alors que, dans les autres sous-tribus, l'anus (fig. 22, 26) est représenté par la fente médiane d'une papille circulaire.

c - Larves III

Les larves III de *Phasiinae* se distinguent des larves II par leurs stigmata postérieurs, dont les atria sont entièrement inclus dans deux longs manchons cylindriques ou coniques très sclérifiés, saillant à l'apex du dernier segment. Les fentes stigmatiques, toujours au nombre de trois, sont plus ou moins sinueuses ou fractionnées.

Les larves présentent au stade III la même homogénéité morphologique qu'au stade II; il importe néanmoins d'étudier la valeur diagnostique de quatre caractères : stigmata antérieurs éventuels, armature bucco-pharyngienne, stigmata postérieurs, particularités de l'ornementation ou de l'armement cuticulaires.

1° STIGMATA ANTÉRIEURS - Toutes les larves II et III de *Phasiinae* que j'avais eu l'occasion d'étudier précédemment (Contr. IV, VIII, XV) et toutes celles décrites depuis DUFOUR (1827 : 254) étant métapneustiques, j'ai considéré la métapneusticité comme un bon caractère de la sous-famille (Contr. IV : 429). Mais l'on sait, depuis DE MEJERE (1902 : 680-681), que le puparium des Cyclorrhaphes à stade III amphipneustique porte les restes des stigmata antérieurs de la larve sous forme de stigmata prothoraciques (Puppenstigmen, Prothorakalhörner, stigmatic cornua, etc.). Or, de tels stigmata antérieurs ont été mentionnés dans la description des puparia de *Pentalomphaga bicincta* De Meijere (DE MEJERE 1917 : 248, fig. 4 b), de *Trichopoda pennipes* (*) (GREENE 1921 : 16, fig. 22) et du genre *Euomo-*

(*) Il peut y avoir, ici, une erreur de détermination, car BEARD (1940 : 632) est formel quant à la métapneusticité de cette espèce.

genia Town. (*Cylindrophasiina*) (cf. TOWNSEND, Man. VII : 19). Ces observations, quoique sommaires, conduisent évidemment à douter de la généralité de la métapneusticité chez les *Phasiinae* au stade III.



FIG. 28-30. — Larves III, armatures bucco-pharyngiennes dans des sous-tribus où l'alle dorsale se prolonge au-dessus de la pièce intermédiaire; vues latérales. — 28: *Wahlbergia bicolor* (armature extraite du puparium élevé par M^{me} MONKO, 1957 : 355). — 29: *Allophora hemiptera* [comparer avec la fig. 19]. — 30: *Weberia incrassata*.

J'ai pu m'assurer récemment que ce doute était fondé, en observant que, chez un *Phasiina*, *Weberia incrassata*, la larve II (fig. 27), la larve III et le puparium (*) possédaient des stigmates antérieurs. Mais, j'ai pu constater également qu'un autre *Phasiina*, *Phania villata*, en était dépourvu.



FIG. 31-32. — Larves III, armatures bucco-pharyngiennes; vues latérales. — Échelle commune. — 31 : *Cylindromyia brassicaria* [comparer avec la fig. 18]. — 32 : *Gygnosoma clavata* [comparer avec le stade II, fig. 12 et avec *Ectophasia rostrata*, fig. 46].

J'en conclus que la métapneusticité des stades II et III, pour fréquente qu'elle soit chez les *Phasiinae*, n'est cependant pas un caractère de la sous-famille; elle n'est pas même d'importance sous-tribale et, dans ces conditions, il faut s'attendre à trouver, dans diverses sous-tribus, des larves III amphipneustiques comme celles de *Weberia*. Il se pourrait d'ailleurs que l'amphipneusticité ait valeur de caractère atavique se retrouvant çà et là, à la base des sous-tribus les plus anciennes.

2° ARMATURE BUCCO-PHARYNGIENNE — Cet appareil conserve, au stade III, la même structure qu'au stade II et, toutes proportions gardées, car il devient beaucoup plus grand, les mêmes caractéristiques dans chaque sous-tribu (cf. fig. 28-32, 46).

(*) Je ne puis donner de figure des stigmates antérieurs du stade III, l'unique puparium de *Weberia* dont je disposais ayant été abîmé lors d'une tentative de traitement en vue d'un montage en préparation.

Les différences dans le prolongement antérieur de l'aile dorsale, en particulier, sont les mêmes qu'au stade II.

Quant aux crochets buccaux, les différences entre sous-tribus s'estompent beaucoup car les crochets des *Ectophasiina* (fig. 46) et *Gymnosomatina* (fig. 32) deviennent bien plus massifs qu'au stade précédent.

Les différences de détails (profil de l'aile ventrale, etc.) qui persistent entre les sous-tribus seront précisées au Chap. III.

3^e STIGMATES POSTÉRIEURS - La forme et les dimensions des manchons stigmatiques, l'ornementation de leur surface externe (stries, tubercules, épines) ont une certaine importance spécigraphique, de même que les replis (fig. 33), cloisonnements et fragmentations des fentes respiratoires. Il existe, notamment dans le Manual de TOWNSEND (VII : 10-194), de nombreuses descriptions de ces stigmates tels qu'on les retrouve sur le puparium. Il ne semble cependant pas que le degré de complication des fentes respiratoires au stade III ait une profonde signification phylétique.

A l'intérieur d'une même sous-tribu, l'on peut en effet rencontrer des espèces à fentes respiratoires linéaires simples (par ex. *Weberia incrassata* - fig. 34 - chez les *Phaniina* et *Hyalomyia pusilla* chez

les *Allophorina*) et des espèces à fentes respiratoires plus ou moins fragmentées ou arborescentes (*Phania villata* - fig. 35 - chez les *Phaniina*; *Brumplalophora aurigera* chez les *Allophorina*).

Les soies sensorielles des stigmates postérieurs n'ont pas de valeur diagnostique plus élevée.

Dans le cas des *Ectophasiina*, par exemple, j'ai vérifié qu'*Ectophasia rostrata* et *E. rubra* possèdent bien les 4 groupes de plusieurs soies déjà observées chez *Clytiomyia continua* (Contr. IV : 407, fig. 10 et XV; 89, n. 25), tandis que *Chryseria helmo* ne possède effectivement que les 4 soies simples signalées par VIKTOROV (1960 a : 103, fig. 6).

Compte tenu des difficultés de l'examen des stigmates postérieurs très mélaniques des larves III, il semble bien hasardeux d'utiliser de tels caractères pour la diagnose des sous-tribus, aussi me suis-je abstenu de les mentionner dans le Chap. III.



FIG. 33. — *Cylindromyia pilipes* ou *alline*, larve III, stigmates postérieurs; vue apicale demi-schématique; l'échelle indique le côté ventral.

Il n'en demeure pas moins que les soies sensorielles paraissent subir, du stade I au stade III, une évolution, plus ou moins accélérée ou retardée selon les unités taxinomiques (tantôt tribus, tantôt sous-tribus, tantôt genre), qu'il y aura lieu de préciser ultérieurement.

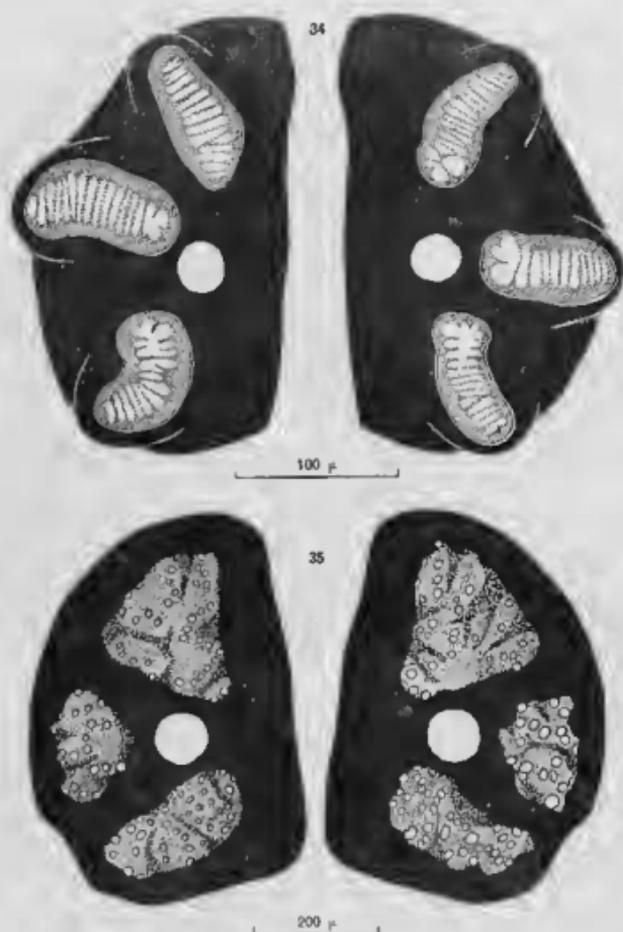


FIG. 34-35. — Larves III de deux *Phasiina*, stigmates postérieurs, vues apicales demi-schématiques; les échelles indiquent le côté ventral. — 34: *Weberia incrassata*, espèce à fentes stigmatiques linéaires; noter la dissymétrie. — 35: *Phasia villata*, espèce à fentes stigmatiques fractionnées.

4° PARTICULARITÉS DE L'ORNEMENTATION OU DE L'ARMEMENT CUTICULAIRE — Les seules particularités qui m'aient paru intéressantes sont les suivantes :

Chez les larves III de *Cylindromyiina* (*Cylindromyia*, *Neocyptera*) le tégument est totalement revêtu de nombreux petits sclérites arrondis

ou polygonaux juxtaposés (cf. Contr. IV : 421, 423). Ainsi que je l'ai déjà indiqué (Contr. VIII : 540), *Helomyia latralis* ne possède pas de sclérites semblables.

Chez les larves III d'*Attophorina* (fig. 39) et d'*Helomyiina* (fig. 40), la face ventrale du premier segment thoracique porte antérieurement une « brosse » faciale d'une bonne vingtaine de rangs transversaux de robustes épines serrées, à pointe antérieure. De telles épines existent, en même position, chez les *Cylindromyiina* et *Ectophasiina* et je les ai vus en assez grand nombre sur l'exuvie du stade III de *Weberia* (dans le puparium). Cependant, elles sont, dans tous ces cas, beaucoup plus petites et surtout moins nombreuses que chez les *Attophorini* et leurs rangs s'étendent fort peu latéralement, de sorte que la « brosse » de spinules faciales demeure caractéristique de cette dernière tribu.

B — HOMOGENÉITÉ BIOLOGIQUE DES PHASIINAE

1. — GÉNÉRALITÉ DE LA CIMICOPHAGIE

La cimicophagie (de *cimex*, *cimicis* : punaise) est la propriété que possèdent les larves de *Phasiinae* de se développer en parasites des Hémiptères Hétéroptères.

Le mot « cimécophage » (sous sa forme hybride de latin et de grec) est dû à ROBINEAU-DESVOIDY (1846 : 358; 1863, t. I : 95 et t. II : 171), qui ne disposait nullement d'observations biologiques nombreuses pour fonder la notion correspondante. Les données sur lesquelles l'auteur pouvait s'appuyer, et qu'au reste il n'a pas toutes connues, étaient celles de DUFOUR (1827 : 250), von HEYDEN (1843 : 209), ZETTERSTEDT (1844 : 1232), ROBINEAU-DESVOIDY (1846 : 356) et DUFOUR (1848 : 428). Elles ne concernaient la cimicophagie que de quatre espèces : *Chaetocyptera bicolor*, *Gymnosoma* sp. et *Leucostoma* sp. avant 1844, *Ectophasia* sp. après.

Aussi bien, les « *Entomobies cimécophages* » de ROBINEAU représentent-elles, avant tout, une division taxinomique. Simplement, l'auteur soupçonnait de longue date (1830 : 30) « les différences notables entre les caractères des sections d'*Entomobies* selon les ordres d'insectes qui les nourrissent » et il n'a pas hésité à définir par une propriété biologique, alors connue chez deux ou trois de ses représentants, tout un groupe systématiquement délimité.

Les observations effectuées depuis un siècle ont donné valeur de fait indiscutable à cette extrapolation hardie : dans toutes les sous-tribus de PHASIINAE dont les hôtes sont connus, ces hôtes sont toujours, et en toutes régions, des Hémiptères Hétéroptères; la cimicophagie de ces Tachinaires est donc générale et universelle.

Cette constatation capitale n'a jamais été nettement formulée et sans restriction, par aucun auteur. Il m'a personnellement fallu de longues recherches bibliographiques pour y parvenir, car les données concordantes ou prétendues contraires devaient être examinées à l'échelle du globe et de l'ensemble du groupe.

Or, les bibliographies zoologiques et entomologiques ne dépouillent pas de manière satisfaisante les informations parasitologiques et il n'existe pas de bon catalogue Hôtes/Parasites pour les *Phasiinae*. Celui de THOMPSON (1944, 1951) fondé sur les seules analyses de la *Review of Applied Entomology* est très incomplet et fort peu critique.

J'ai donc dû entrer, dans les Chap. III et IV, dans quelques détails bibliographiques et je dois, dans la sous-section suivante, m'attacher à réfuter toutes les prétendues exceptions à la règle de la cimicophilie qui sont venues à ma connaissance.

Je soulignerai encore ici deux caractéristiques importantes de la cimicophilie des *Phasiinae* :

1^o la plupart des Héétéroptères terrestres sont susceptibles d'héberger des PHASIINAE; les inventaires des Chap. III et IV mentionnent, en effet, des hôtes appartenant aux familles suivantes : *Acanthosomatidae*, *Cydnidae*, *Scutelleridae*, *Pentatomidae*, *Podopidae*, *Graphosomatidae*, *Coreidae*, *Arenocoridae*, *Alydidae*, *Rhopalidae*, *Dicranocephalidae*, *Pyrrhocoridae*, *Largidae*, *Lygaeidae*, *Miridae*, *Nabidae*, *Anthocoridae* et *Reduviidae* (de plus, un *Phasiinae* probable, parasite d'*Urostylidae*, est figuré par YANG 1939 : 14);

2^o les PHASIINAE sont, à fort peu près, les seuls Diptères parasites régulièrement cimicophages; parmi les Tachinaires, seule la tribu encore incertaine *sedis* des *Neobrachiini* compte des espèces cimicophages (cf. TOWNSEND 1942; PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO 1953 : 69); les autres Diptères parasites d'Hétéroptères sont un Cecidomyiide parasite (?) de *Stephanitis pyri* (F.) (KIEFFER 1907) et des Sarcophagides polyphages (cf. MIK 1898; ALDRICH 1927 : 591; DRAKE 1920; OSBORN 1925; BARANOFF 1934 c : 49; VILLENEUVE 1936 c : 417-418; HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 28; LEFÈVRE 1942 : 12; THOMPSON 1944 : 44).

2. — LES PRÉTENDUES EXCEPTIONS A LA CIMICOPHAGIE

Aucun des cas de *Phasiinae* mentionnés comme parasites d'Insectes autres que des Héétéroptères ne résiste à un examen attentif des faits et des textes.

Écartant de la discussion le cas des Diptères dorés comme « *Phasiinae* » sans indication d'espèce, de genre ou même de tribu (cf. par exemple « *Phasiini genera et sp. ign.* » in PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO, 1953 : 70 f) et en remontant, dans tous les autres cas visés, à leur mention originale, j'ai pu reconnaître les erreurs suivantes :

1^o De PURKS SUPPOSITIONS ont entraîné certains compilateurs à présenter *Brumptalophora aurigera*, *Allophora hemiptera* et *Allophora sp.* comme parasites de Coléoptères, d'Orthoptères ou de Dictyoptères (v. la formulation même des hypothèses dans LABOULBÈNE 1884 : 26, PANTEL 1910 : 94 et CURRAN in ALDRICH 1930 : 5).

2^o L'INTERPRÉTATION ABUSIVE DE RAPPORTS NON PARASITAIRES OU DE SIMPLES COÏNCIDENCES a conduit à considérer certains *Phasiinae* comme des cimicophages. C'est ainsi que CUTHBERTSON (1934 : 43) indique comme

« host » de *Hyalomyia argentifrons* Walker (i. e. *Mormonomyia nigrofimbriata* Villen.) à Salisbury (S. Rhodesia) une « Indet. Lepidopterous larva boring in Gladiolus stems » alors que les échantillons, à lui communiqués, ne portaient que la mention « from Gladiolus, in stems » (cf. VAN EMDEN 1944 : 433); ultérieurement (1941 : 6) il s'est aperçu que, tout simplement, les adultes de la mouche « are often founds in the stems of Gladiolus spikes, being placed there by small Sphegid wasps (*Crabro bipunctatus* Lep.) to serve as food for the wasp grubs ».

De même, pour TOWNSEND (1897a : 30, 32) il paraît probable que *Heyneophasia ecitonis* (Town.), décrit d'après 9 ♂ et 7 ♀, « taken hovering the front ranks of a moving army of *Eciton Foreli* », soit un parasite de cette fourmi. Pour ALDRICH (1905 : 423) il ne s'agit là que d'une supposition; les hypothèses ultérieures de CURRAN in ALDRICH (1930 : 5), CURRAN (1934a : 1) et TOWNSEND lui-même (Man. IV : 40) équivalent d'ailleurs à considérer les hôtes de ces mouches comme encore inconnus.

Enfin, dans certains cas où aucun rapport parasitaire n'est pourtant probable, les auteurs introduisent une équivoque en insistant sur les concomitances observées; il s'agit des cas de *Siphopsalida meridionalis* Town. « on cotton foliage during outbreak of *Alabama argillacea* » [Lepidopt. Noctuidae] (TOWNSEND 1915b : 439), d'*Euclytia* sp. « reared from blooms containing coleopterous grubs and lepidopterous caterpillars » (TOWNSEND, Man. III : 55) et de *Cylindromyia brassicaria* obtenue « dans un élevage de *Ceratitis capitata* » [Dipt. Trypetidae] par H. VIDAL, au Maroc (cf. SÉGUY 1935 : 120).

3° Une MÉPRISE SUR L'ACCEPTION DU NOM SPÉCIFIQUE a permis à divers compilateurs (MACQUART 1855 : 208, KALTENBACH 1874 : 33, GUIGNON 1924 : 62 et autres) de créer la légende de la phytophilie de la *Cylindromyia* que FABRICIUS (1775 : 778) a nommée « *brassicaria* » simplement parce que sa puppe — où celle d'une espèce qu'il confondait — avait été trouvée « in brassicae radicebus ».

4° Une TRADUCTION INSUFFISANTE est à l'origine de la mention par REN (in SORAUER 1913 : 168-169) du parasitisme de *Gymnosoma rotundata* dans les larves de l'Acridien *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg) en Hongrie. L'observation originale (non citée par les auteurs) est de SAJÓ (1890 : 256) qui écrit : « A legyek között egyet ismerünk eddig, a mely nálunk a marokkól száskában élőködik; es a *Gymnosoma rotundatum* L. fajnak az álczája ». Ceci se traduit tout simplement comme suit : « Nous ne connaissons jusqu'ici chez nous qu'une seule mouche qui soit parasite du criquet marocain; sa larve est telle celle de l'espèce *G. rotundata* ». La seule description de la larve de *G. rotundata*, publiée en 1890 (cf. KÜNCKEL 1879) ne permettant pas sa détermination, la précision donnée par SAJÓ n'exprime, évidemment, qu'une vague ressemblance. C'est donc à bon droit que GRASSÉ (1924 : 11) tenait déjà la mention de REN pour très douteuse.

5° Une ATTRIBUTION ABUSIVE A UN GENRE DE *Phasiinae* suffit à expliquer qu'aient passé pour des *Phasiinae* les Tachinaires non cimicophages suivantes :

— *Rondania dimidiata* (Melgen) [Dexiidae, Dufouriini] a été élevée du Coléoptère Curculionide *Brachyderes lusitanicus* F. par DUFOUR (1851a : 64, 66) qui décrit alors la mouche comme une *Hyalomyia* (*H. dispar*) (cf. VILLENEUVE 1909 : 337); ce « cas » de carabophilie chez un « *Phasiinae* » a été largement cité sous les noms de *Hyalomyia* et *Allophora* (BRAUER 1883 : 79; BRAUER & BERGENSTAMM 1894 : 542, 585, 590; PANTEL 1910 : 94, etc.).

— *Celatoria Crawl* Coquillett [Exoristinae, Aclitini] parasite de Coléoptères Galericidae du genre *Diabrotica* a été placé à tort dans le genre *Besseria* par BRAUER & BERGENSTAMM (1893 : 189; 1894 : 544, 590).

- *Eutrizia masuria* (Walker) [Céstridomorphe *incertae sedis*] parasite du Coléoptère Scarabéide *Lachnoslerna arcuata* Smith fut décrit par COQUILLETT (1895 : 53) sous le nom de *Clyliomyia exilis* puis reconnu par cet auteur même (1897 : 39) comme type du genre *Eutrizia*.

- *Hyalomyiodes* sp. [*Strongygyastrinae* ?] est, à mon avis, la détermination qui convient pour un parasite du Coléoptère Méloïde *Epicauta pilina* (Mol.) que CONTES (1948 : 122) nomme *Hyalomia curvipes* Aldrich; en effet, la confusion des deux genres *Hyalomyiodes* et *Hyalomyia* semble assez fréquente, la description d'ALDRICH (1934 : 16) est insuffisante et enfin, une *Hyalomyiodes* (*H. argentinensis* Blanchard) est déjà connue comme parasite d'*Epicauta adspersa* Klug. (BLANCHARD 1942 : 360) (1).

6° Une DÉTERMINATION ERRONÉE a contribué à accréditer, pendant plus d'un siècle, la légende de la carabophagie du genre *Weberia*.

La détermination d'un parasite d'*Harpalus* (*Carabidae*) d'abord sous le nom d'*Ocyptera* sp. (DALMAN 1828 : 51), puis sous celui de « *Phania curvicauda* » (BOHEMAN 1829 : 165) a été universellement acceptée jusqu'à ce que HERTING (1957 a : 34, 1960 : 146) montre qu'il s'agissait évidemment de *Gymnopeza albipennis* Zett. (*Deziidae*, *Dufourini*), non encore décrite à l'époque des publications de DALMAN et BOHEMAN. Par ailleurs, la cimicophagie des *Weberia* vraies est, maintenant, chose prouvée (v. Chap. IV, *W. incrassata*).

7° Des SYNONYMIES ABUSIVES, dénoncées par VAN EMDEN (1950 : 186; v. aussi Contr. XV: 66, n. 4) ont valu à *Dionaea forcipata* d'être considérée par de nombreux auteurs comme parasite des Coléoptères *Cassida viridis* L. et *Saperda populnea* L. (ce, respectivement, d'après les observations de DUFOUR - 1827 : 249 - sur « *Ocyptera cassidae* », et de SMITH - 1852 : 82 - sur « *Tachina nitidula* »). BRAUER & BERGENSTAMM (1894 : 568) mettent même les faits au compte de *Clairvillia biguttata*, tandis que BELANOVSKY (1951 : 186) n'hésite pas à créer, pour *Dionaea forcipata*, cimicophage authentique, le genre *Cassidocida* !

8° Des ÉLEVAGES NE PRÉSENTANT AUCUNE GARANTIE D'ISOLEMENT, ainsi qu'il n'est que trop fréquent en entomologie appliquée (cf. HERTING 1960 : 5-6), ont servi de fondement à la mention, comme parasites d'insectes d'ordres variés, des *Phasiinae* suivants :

- *Procytogastrer immaculata* (Macquart) et *Ocypterodes euchenor* (Walker) obtenus par FORBES dans un élevage du Lépidoptère *Leacania unipunctata* Haw. et cités comme parasites par TOWNSEND (1893 : 466), mais avec les plus expresses réserves, car le matériel ne renfermait pas moins de 7 Diptères différents « parasites » tout aussi douteux de cet hôte.

- *Ocypterodes euchenor* (Walker) figurant dans le même matériel comme parasite d'*Acrididae* et également cité par TOWNSEND (1893 : 466); ce record est dénoncé par ALDRICH (1926 : 6), mais nombre d'auteurs (de BRAUER & BERGENSTAMM 1894 : 538, 565 à CURRAN 1934 b : 122) y ont ajouté foi.

- *Trichopoda* (s.l.) sp. donné par divers auteurs comme parasite de l'Acridien *Dissosteira venusta* Stål; sous la diversité des noms attribués à la mouche (et même à l'hôte, orthographié « *cornuta* » alors que ce nom n'a jamais été donné à un *Dissosteira*), les « cas » cités par BRAUER & BERGENSTAMM (1894 : 538, 579, 581), par COQUILLETT (1897 : 21) et par TOWNSEND (1908 : 133) concernent tous l'élevage d'un seul et unique Diptère effectué

(1) Inversement, la détermination par TOWNSEND (1938 : 348) et par MENDES (1938 : 216) d'un parasite de *Dysdercus* (*Heteroptera* !) sous le nom de *Hyalomyiodes brasiliensis* Town. me paraît difficilement acceptable quant à l'attribution générique.

par KOEBBLÉ à St Helena, Napa County, California, August 30, 1887. Ce cas est pris en considération par nombre d'auteurs, d'ALDRICH (1905 : 426) à MESNIL (1939 : 57) mais je doute, pour ma part, que cette « observation » puisse être retenue aussi longtemps qu'elle restera unique.

— *Ocypterosiphon aelops* (Walker) recensé comme parasite du puceron *Macrosiphum granaria* (Kirby) (TOWNSEND 1911 a : 147) et du Lépidoptère *Alabama argillacea* (Hübner) (CREIGHTON 1936 : 93). Indépendamment de la question de l'appartenance d'*Ocypterosiphon aelops* aux Phasiinae (v. Chap. III), ces deux observations sont douteuses, la première notamment aux yeux de TOWNSEND même (1928 : 151); quant à l'observation de CREIGHTON, elle figure dans un alinéa d'un quart de page qui voudrait faire admettre rien moins que la découverte de 6 parasites et 5 prédateurs, tous nouveaux, pour *Alabama argillacea* pourtant déjà fort étudié à cet égard!

— *Paradionaea atra* (TOWN.) est mentionné par SMITH & FINLAYSON (1950 : 100) comme parasite de « grasshoppers »; la larve « correspondante » est, comme je l'ai montré (Contr. XV : 67-68), celle d'un *Acanthiinae*, de sorte que l'imago du Diptère en question ne provient certainement pas d'un Orthoptère; SMITH en a convenu très volontiers, dans une publication récente (1958 : 244).

— *Weberia* sp. est indiquée par SÉGUY (1953 : 92), d'après un élevage de Ch. RUNGS au Maroc, comme endoparasite du Noctuide *Rhyacia pronuba* (L.); là encore, il semble que les garanties offertes par l'élevage laissent à désirer.

9° Une AFFIRMATION SANS RÉFÉRENCE AUCUNE est due à LUNDBECK (1927 : 129) qui donne *Lophosia fasciata* comme parasite du Lépidoptère *Tortrix viridina* L.; je n'ai pas encore pu retrouver l'origine de cette mention; elle résulte peut-être d'un lapsus, d'une confusion ou d'un mélange de fiches.

10° Une AFFIRMATION INCONTRÔLABLE est celle de JENNER (1905 : 222) qui, dans un ouvrage de circonstance, indique *Allophora hemiptera* comme « bred from *Bombix neustria* » par GUERMONPREZ dans le Sussex; tout l'intérêt éventuel de ce record sans autres détails a échappé à l'auteur (dont je ne connais pas d'autres travaux « diptérologiques »); GUERMONPREZ, à ma connaissance, ne l'a jamais publié et je le considère comme parfaitement inévoable.

11° Une EXCEPTION PUREMENT EXPÉRIMENTALE sera discutée ci-dessous (Chap. VI, Sect. E et XII, Sect. B); elle concerne la ponte d'œufs stériles par *Gynnosoma rotundata* s. l. sur *Cassida viridis* L. dans des conditions malheureusement non précisées (PANTEL 1910 : 162; 1912 : 188, n. 1).

3. — SIGNIFICATION DE LA CIMICOPHAGIE

Au terme des constatations qui précèdent, diversité morphologique des Phasiinae d'une part, homogénéité de leur spécificité parasitaire d'autre part, la question se pose de savoir si l'on se trouve ou non en présence d'un groupe naturel.

Le problème n'est pas soluble, semble-t-il, du point de vue morphologique, car, si lacunaires que soient nos connaissances des genitalia, des œufs et des larves, elles ont valeur de sondages et il n'apparaît pas que de nouvelles découvertes en ces domaines puissent apporter d'éléments décisifs.

Si le groupe est artificiel, sa cimicophagie n'est qu'une convergence et il faut s'attendre à constater, entre les « tribus », des différences biologiques profondes, au moins égales à celles qui existent entre les diverses sous-familles de Tachinaires.

Si le groupe est naturel, sa biologie — dont la cimicophagie n'est qu'un aspect — pourrait, au contraire, présenter une homogénéité sur divers points importants, homogénéité qui, une fois constatée, permettrait de considérer la cimicophagie comme une qualité intrinsèque du groupe.

La réponse dépendra donc d'une étude objective de tous les aspects de la biologie des *Phasiinae*. C'est cette étude que l'on trouvera dans les Chap. V à X, après qu'aient été précisées au Chap. IV les espèces sur lesquelles elle a porté.

RÉSUMÉ

Le présent chapitre oppose, à titre d'introduction à l'étude des *Phasiinae*, la diversité morphologique de ces moches à leur homogénéité biologique.

J'examine tout d'abord un certain nombre de caractères morphologiques essentiels pour la délimitation des tribus et sous-tribus.

L'étude de la *morphologie de l'abdomen et des genitalia* est surtout intéressante, sur le plan biologique, chez les ♀♀. L'importance particulière d'*Helomyia lateralis* pour la compréhension des genitalia de ce sexe est à souligner. L'étude de cette espèce montre, en effet, que la distinction des genitalia ♀♀ en « telescopie » et « piercing ovipositor » est, chez les *Phasiinae*, à peine significative du point de vue morpho-fonctionnel et y offre bien moins d'importance, phylétiquement parlant, que la nature, pré- ou postgénitale, de la pièce ovipositrice prépondérante.

L'examen de la *morphologie des œufs* conduit à distinguer deux types différents, en rapport avec le mode de ponte : les œufs cylindriques injectés dans l'hôte et les œufs pian-convexes collés sur l'hôte.

La *description des larves aux trois stades* permet, à l'aide de nombreuses données originales, de préciser la diversité structurale des tribus et sous-tribus, notamment au stade I. Les figures inédites illustrant ces données concernent des espèces dont je n'avais pas eu l'occasion de traiter dans mes contributions antérieures. Les larves de *Phantina* sont décrites pour la première fois. Il y a lieu de noter que, dans cette sous-tribu, certaines espèces (par ex. *Phantia vittata*) ont, comme la plupart des *Phasiinae*, des larves métapneustiques à tous les stades, tandis que certaines autres (par ex. *Weberia incrassata*) sont amphipneustiques aux stades II et III. Ce fait porte à croire que l'amphipneusticité puisse exister chez d'autres représentants de la sous-famille, notamment divers *Trichopodina s.l.*

À ces caractères morphologiques extrêmement divers s'oppose un trait fondamental de la biologie des *Phasiinae*, à savoir *l'universalité de leur parasitisme larvaire chez les Hémiptères Hétéroptères*. Ce fait est établi grâce à des données positives sur les hôtes des *Phasiinae* vrais (cf. Chap. III et IV) et à une réfutation critique de tous les « cas » de *Phasiinae* (vrais ou supposés) considérés, dans la bibliographie, comme parasites d'insectes autres que les Hétéroptères.

CHAPITRE III

ESQUISSE D'UNE CLASSIFICATION DES PHASIINAE

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| INTRODUCTION | 67 |
| A - SOUS-TRIBUS DE POSITION TAXINOMIQUE CONNUE | 69 |
| 1 - Tribu <i>Leucostomatini</i> | 69 |
| 2 - Tribu <i>Cylindromyiini</i> | 73 |
| 3 - Tribu <i>Allophorini</i> | 77 |
| 4 - Tribu <i>Ectophasiini</i> | 81 |
| B - SOUS-TRIBUS <i>incertae sedis</i> | 87 |
| C - TAXA PUREMENT NOMINAUX. | 91 |
| RÉSUMÉ. | 93 |

INTRODUCTION

Ainsi que l'attestent les références données, ci-après, dans la synonymie de chaque sous-tribu, la subdivision des *Phasiinae* a été pratiquée de longue date par de nombreux auteurs. La plupart d'entre eux semblent bien, cependant, n'avoir eu, en cette circonstance, que des objectifs assez routiniers.

Très souvent, ils ont procédé par dichotomie plus ou moins poussée de l'ensemble de la sous-famille. La construction d'une systématique naturelle eût imposé, au contraire, de bâtir « depuis la base vers le sommet » (MESNIL 1939 : 20) en réunissant, de proche en proche, des groupes, même très petits, aussi homogènes que possible à tous égards.

Cette méconnaissance d'un principe, cependant acquis de longue date en zoologie (*), conduit à établir des taxa de caractère fort composite. C'est ainsi que j'ai dû épurer considérablement les *Phasiini* et les *Cylindromyiini*

(*) J'en ai trouvé une mention fort explicite chez DARESTE (1850 : 116) et je ne doute pas que les auteurs classiques post-lamarckiens l'aient largement proclamé, sinon appliqué.

de TOWNSEND (mélanges, respectivement, de *Gymnosomatina*, *Ectophasitina* et *Allophorina*, de *Cylindromyina*, *Phanina* et *Hermyna*).

Cette méconnaissance a également entraîné la création de tribus aux limites purement intuitives, leur contenu générique étant, le plus souvent, imprécisable au seul vu des caractères assignés à la tribu dans telle ou telle clé dichotomique.

Or, une tribu n'est pas un fragment de sous-famille caractérisé, *a priori*, par un certain caractère, mais une réunion finie de genres présentant des affinités suffisamment nombreuses pour écarter toute probabilité de simple convergence.

Les divisions de *Phasiinae* jusqu'alors proposées n'ont pas été conçues de cette manière, car la réunion de genres réellement affines ne peut résulter que de l'étude de la totalité de leurs caractères, y compris ceux de leurs larves, jusqu'à présent méconnus.

Pour cette raison, la diversité très marquée des *Phasiinae* n'apparaît guère, dans les clés de détermination classiques, que sur des points isolés (genitalia ♀♀, par exemple) alors qu'elle s'exprime beaucoup plus profondément dans de multiples caractères des œufs et des larves.

Étant donné l'intérêt de cette diversité, comparée à l'homogénéité biologique du groupe, je me suis évidemment efforcé d'acquérir une connaissance taxinomique des *Phasiinae* plus exacte et moins sommaire que celle de mes devanciers et qui puisse servir d'*outil de recherche biologique*.

En premier lieu, j'ai adopté comme unité taxinomique *de base*, le taxon immédiatement supérieur au genre, c'est-à-dire la sous-tribu. Dans le cas des *Phasiinae*, elle présente une grande unité morphologique, une signification biologique élevée et, par suite, une maniabilité certaine pour l'exposé rapide et sûr des faits en fonction des ensembles taxinomiques.

Pour conserver la même valeur aux unités d'ordre supérieur, je n'ai reconnu des tribus que lorsque le rapprochement de certaines sous-tribus s'imposait avec évidence. Il m'a semblé en effet nécessaire de ne point masquer les lacunes de notre information par l'adoption d'un système d'une cohérence purement verbale. Je n'ai donc pas introduit de « *suppositional interpretation of important unmentioned characters* » (TOWNSEND, *Man.* XI : 335), et j'ai simplement sérié les sous-tribus, selon la valeur des informations existantes, en sous-tribus de position taxinomique connue, sous-tribus *incertae sedis* et taxa purement nominaux.

En troisième lieu, j'ai tenu à indiquer, autant que faire se pouvait, les limites des sous-tribus en précisant leur contenu générique (1), et en mentionnant, le plus souvent d'après des observations personnelles, la totalité de leurs caractères utiles, classiques (caractères somatiques imaginaires) ou non (abdomen et genitalia ♀♀, œuf et mode de ponte, morphologie larvaire).

En ce qui concerne les œufs et les larves, j'ai donné les références des descriptions existantes et la liste des matériaux que j'ai examinés, en préci-

(1) J'ai beaucoup utilisé, comme répertoire de genres, le *Manual of Myiology* de TOWNSEND. Ce travail monumental renferme certes des imprécisions, des erreurs et des taxa composites; ceci ne justifie pas cependant sa méconnaissance si générale de la part des Tachinologistes européens. Il traduit, en effet, l'expérience acquise par TOWNSEND pendant près de 50 années d'études taxinomiques sur les Tachinaires du monde entier et constitue, de ce fait, avec les autres travaux de l'auteur, une source irremplaçable de renseignements sur les formes exotiques.

sant, par les chiffres I, II et III, à la suite des noms de genres ou d'espèces, quels ont été les stades larvaires étudiés; je ne tiens pas compte des descriptions de puparia qui ne s'accompagnent pas de l'étude de l'armature bucco-pharyngienne du stade III (par ex. SCHUMAKOV 1958, fig. 4).

En dernier lieu, à titre de justification de la Sect. B du précédent chapitre, j'ai indiqué, pour chaque sous-tribu, ses hôtes les plus significatifs : premier hôte découvert, hôtes les premiers signalés dans chaque région biogéographique, hôtes appartenant aux diverses familles d'Hétéroptères.

A — SOUS-TRIBUS DE POSITION TAXINOMIQUE CONNUE

Les 8 sous-tribus ci-après possèdent toutes des représentants paléarctiques et, par suite, sont suffisamment bien connues pour être regroupées en tribus d'une homogénéité certaine. C'est en ce sens que j'estime connue leur position taxinomique, car, bien entendu, je ne puis préjuger à l'heure actuelle de leur hiérarchie phylétique. L'ordre d'exposition adopté ne signifie donc nullement que les *Leucostomatina* soient plus anciens que les *Cylindromyina* ou ceux-ci plus primitifs que les *Allophorina*, etc.

1. — TRIBU *LEUCOSTOMATINI*

Cette tribu résulte de la réunion des sous-tribus *Leucostomatina* et *Cinochirina* qui, en dépit de caractères somatiques différents, témoignent d'une réelle homogénéité de leurs caractères abdominaux et génitaux ♀♀. Une étude approfondie des genres de la tribu est indispensable pour décider du bien-fondé d'une éventuelle sous-tribu *Clairvilliina*, dont il me paraît sage néanmoins de réserver provisoirement le nom.

a - Sous-tribu *Leucostomatina* Townsend 1908, emend. 1931

- ≡ *Dufouridae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY 1830 : 252.
- ≡ *Labidellidae* + *Clairvillidae*, ROBINEAU-DESVOIDY 1863 : 51, 184.
- ≡ *Phaniidae furcatae*, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 79, 142.
- ≡ *Leucostomini*, TOWNSEND 1908 : 76.
- ≡ Section *Phania* (b) *feminae forcipatae*, VILLENEUVE 1924 : 31.
- ≡ *Clairvillia*-ähnliche, BARANOFF 1929 : 19.
- ≡ *Leucostomatini*, TOWNSEND 1931 : 88, 1932 : 33.
- ≡ *Leucostomatini*, TOWNSEND 1936 (Man. III : 77), 1938 (Man. VII : 179).
- ≡ *Clairvilliina*, MESNIL 1939 : 58-59.
- ≡ *Leucostomatini*, VAN EMDEN 1944 : 393.
- ≡ *Furcati*, BELANOVSKY 1951 : 134.
- ≡ *Leucostomatidae*, RUBTZOY 1951 : 243.
- ≡ *Leucostomatina*, DUPUIS 1953, Contr. XV : 64.
- ≡ *Leucostoma-Gruppe*, HERTING 1957 b : 451.

GENRE-TYPE — *Leucostoma* Meigen (1803 : 279) 1824 : 234.

CONTENU GÉNÉRIQUE — À l'exception d'*Ancistrophora* Schiner et de *Pseudalophora* Portschinsky (¹), la sous-tribu renferme les genres des *Leucostomatini* de TOWNSEND (Man. VII : 179-199). A ces genres, il convient d'ajouter : *Calyptrosomus* Reinhard, *Clairvillioops* Mesnil, *Eulabidogaster* Belanovsky, *Leucostomyia* Jacentkovský, *Psalidoxena* Villen., *Pseudobrulléa* Mesnil, *Pseudoleucostoma* Jacentkovský et *Takanoea* Baranoff.

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX — Macrochètes ocellaires recluses; deux intra-alaires post-suturales également très robustes; au moins trois paires de scutellaires marginales (la subapicale toujours bien développée) et parfois quatre; post-scutellum bien développé; métapleurcs non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III et IV portant un éperon unique sur chaque face de l'aile; cellule apicale de l'aile ouverte (e. g. *Dionaea*) ou pétiolée (e. g. *Leucostoma*), mais nervure transverse apicale et cubitus bien marqués; pas d'aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibia postérieurs; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen linéaires (cf. mensuration in BARANOFF 1930 : 527) et cachés par les bords des tergites qui sont contigus sur la ligne médiane; des macrochètes abdominales nombreuses et robustes.

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ — Urites VI et VII indépendants; tergite VI profondément transformé en deux branches de pinces, mobiles et dirigées vers l'arrière (cf. Chap. II, Sect. A 1); sternite VII lamellaire et bilobé, avec une incisure médiane plus ou moins profonde; tarière à gouttière postérieure et formée par la pièce pré-génitale; pièce post-génitale moyennement développée, peu sclérifiée; urite X long et bien évident.

(ŒUF ET MODE DE PONTE — *Descriptions existantes* : *Leucostoma* (PANTEL 1910 : 103) — *Matériel examiné* : *Leucostoma meridiana*.

L'œuf (fig. 5-6) est cylindrique à chorion membraneux; cette morphologie et la conformation des genitalia ♀♀ permettent de présumer son injection dans le corps de l'hôte.

LARVES — *Descriptions existantes* : *Leucostoma* I, II, III (DUPUIS Contr. XV : 79-91) — *Matériel examiné* : *Leucostoma meridiana* I, II, III; *L. analis* I, II, III; *Leucostoma* sp. I, II, III; *Dionaea forcipata* I, II, III; divers non déterminés.

Stade I : Armature bucco-pharyngienne (fig. 11, 36) terminée en pointe simple; ligule labiale impaire sclérifiée surtout latéralement; *pars labialis* plus ou moins courte, mais toujours fortement courbée et diminuant brusquement de hauteur dès sa naissance que souligne un net élargissement de la *pars hypostomalis*; *pars dorsalis* et *ventralis* massives, largement raccordées l'une à l'autre, bien à l'arrière du sclérite infrahypostomal; stigmates postérieurs (fig. 14) s'ouvrant, par deux orifices arrondis, à l'apex de manchons brièvement saillants; ceintures de spinules à pointe antérieure sur les deux derniers segments seulement; celles du dernier segment disposées en nombreux rangs ventraux et latéraux d'épines fines et deux aires supra- et infra-stigmatiques d'épines placoides plus grosses; 9 ceintures

(¹) Ce genre est un synonyme de *Graphogaster* Rondani (cf. МОНКО-ДРАВЕН 1961 : 139) et, de ce fait, n'appartient pas aux Phasinae.

complètes de spinules à pointe postérieure, peu réfringentes, à l'avant des deux derniers segments thoraciques et des 7 premiers abdominaux.



FIG. 36-38. — Larves I, armatures bucco-pharyngiennes. — Échelle commune. — 36 : *Dionaea fascipata*, vue latérale. — 37 : *Neocyptera auriceps*, vue latérale. — 38 : *Bogosiella fasciata*, vue de 3/4; noter les lèvres buccales.

Stade II : Une aire de spinules à pointe postérieure à l'avant du premier segment thoracique et qui n'existe que dans cette sous-tribu; larves connues toutes métapneustiques; aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne avec un prolongement antérieur atypique (cf. Chap. II); pièce intermédiaire en continuité (*Leucostoma*, cf. Contr. XV, fig. 8) ou non (*Dionaea*, fig. 20) avec la base de l'armature; crochets buccaux à pointe droite et large, sans longue racine dorsale; aile ventrale portant ou non une dent droite ou lobée; aile dorsale courte; stigmates postérieurs sans soies sensorielles (*Leucostoma*, fig. 22) ou à soies palmées (*Dionaea*, fig. 23).

Stade III : Larves connues toutes métapneustiques; armature bucco-pharyngienne offrant les mêmes caractéristiques qu'au stade II.

HÔTES - ZETTERSTEDT (1844 : 1232) a, le premier, mentionné les Hétéroptères parmi les hôtes du genre *Leucostoma*, mais ce, malheureusement, sans la moindre précision. Cette vague indication s'est trouvée confirmée par la découverte, en Europe, du Nabide *Nabis myrmecoides* Costa (= *lativentris* Bohem.) comme hôte de *Leucostoma simplex* (cf. HORVÁTH 1885 : 238-239 et XXIX-XXX).

Dans les régions extra-paléarctiques, les premiers hôtes signalés furent les suivants :

- dans la Région Néarctique, *Nabis roseipennis* Reut. hôte de *Paradionaea atra* (Town.) (SHANNON 1914 : 182);
- dans la Région Hawaïenne, le Rhopalide *Liorhyssus hyalinus* (F.) hôte de *Leucostoma* sp. (ALDRICH in SWEZEY 1922 : 30; il n'est pas absolument prouvé que ce *Leucostoma* soit une espèce paléarctique, v. Chap. V);
- dans la Région Néotropicale, le Lygaeide *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) hôte de *Parapsalida brasiliensis* Town. (TOWNSEND 1938 : 204).

En dehors des Nabides, Rhopalides et Lygaeides, les *Leucostomatina* ont encore des hôtes appartenant aux familles *Dicranocephalidae*, *Arenocoridae* et *Coccidae* (v. Chap. IV).

b - Sous-tribu *Cinochirina* Townsend 1935

- = *Phanina caudatae*, partim, BRAUER & BERGENSTAMM 1893 : 154, 189.
- = *Phaninae fureatae*, partim, STEIN 1924 : 245.
- = *Rhinophorinae*, partim, VILLENEUVE 1924 : 31, MESNIL : 1939 : 11, SÉGUY 1941 b : 335, VAN EMOEN 1954 : 98.
- = *Cinochirinae*, TOWNSEND 1935 (Man. II : 87, 93, 96-98, 101).
- = *Cylindromyiidae*, groupe III, RUBTZOVA 1951 : 242.
- = *Leucostoma-Gruppe*, partim, HERTING 1957 b : 451.
- = *Cinochirini*, VERBEKE 1960 : 340, 343.

GENRE-TYPE - *Cinochira* Wahlberg in Zetterstedt (1844 : 1261) 1845 : 1359.

CONTENU GÉNÉRIQUE - TOWNSEND (*l. c.*) place dans cette sous-tribu, à côté du type, les genres *Cylindromyiella* Malloch, *Lutzomyia* Curran (nom préemployé) et *Triphhia* Malloch; VERBEKE (1960 : 240, 243) y ajoute les genres *Cahenia* Verbeke et *Mopolomyia* Verbeke.

DISCUSSION - De nombreux auteurs ont hésité sur la position du genre *Cinochira* et TOWNSEND (*l. c.*) a longuement souligné ses caractères aberrants (absence de nervure transverse antérieure; cellule apicale largement ouverte, cneadrée de deux nervures droites, non convergentes; infrascutellum petit). Ces caractères ne suffisent pas à éloigner ce genre des *Phasiinae*, car, non seulement *Cinochira* ♀ présente des genitalia typiques de *Leucostomatini* (HERTING 1957 b : 451), mais encore, l'espèce *C. atra* est cimicophage (v. *infra*).

Je ne connais personnellement ni cette espèce, ni les genres inclus par les auteurs dans la sous-tribu que, sans l'avis de HERTING (*l. c.*), j'aurais considérée comme *incertae sedis*.

ŒUF, MODE DE PONTE ET LARVES - INCONNUS.

HÔTES - Le seul hôte connu est celui de *Cinochira atra*, élevé du Lygacide *Eremocoris plebejus* (MICHALK 1938 a : 259). L'intérêt de ce cas est grand, car il confirme, d'un point de vue biologique, l'appartenance aux *Phasiinae* de la sous-tribu que des arguments morphologiques insuffisants en avaient fait écarter.

2. — TRIBU CYLINDROMYIINI

Cette tribu réunit les sous-tribus *Cylindromyiina* et *Phaniina* qui, malgré d'importantes différences, en ce qui concerne les larves et certains traits des genitalia ♀♀, sont plus voisines entre elles que d'aucune autre par l'existence d'un diplo-urite VI-VII chez les ♀♀, et, le développement de la tarière, lorsqu'elle existe, à partir de la pièce post-génitale.

a - Sous-tribu *Cylindromyiina* Townsend 1912

- = *Mouches latéricolores* (*M. latericoloratae*), LATREILLE 1802 : 455.
- = *Ocyptérées* (*Ocypteratae*), ROBINEAU-DESVOIDY 1826 : 10 (in BLAINVILLE) et 1830 : 222.
- = *Ocypterinae*, SCHINER 1862 : LXXI, 411.
- = *Ocypteratidae, Ocypterinae*, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 79, 138.
- = *Cylindromyiini*, TOWNSEND 1912 a : 48.
- = *Section Ocyptera*, VILLENEUVE 1924 : 31.
- = *Ocyptera-ähnliche + Exogaster-ähnliche*, BARANOFF 1929 : 19.
- = *Cylindromyiini*, TOWNSEND 1936 (Man. III : 63), 1938 (Man. VII : 84).
- = *Cylindromyiina*, MESNIL 1939 : 60.
- = *Ocyptera-group*, VAN EMDEN 1944 : 395, 396.
- = *Cylindromyilidae, groupe I*, RUBTZOV 1951 : 242.
- = *Ocypterinae, partim*, HERTING 1957 b : 453.

GENRE-TYPE - *Cylindromyia* Meigen 1803 : 279 (= *Ocyptera* Guérin 1827 : 59 et auct., nec Latreille 1804 : 195 et 1810 : 444).

CONTENU GÉNÉRIQUE - La sous-tribu renferme, en principe, les genres des *Cylindromyiini* de TOWNSEND (Man. VII : 84-177) à l'exception de ceux que je place, ci-après, dans les *Phaniina* ou *Hermyina* et des genres *Epigrimyia* Town. et *Ocypterosipho* Town., dont l'étude requiert un supplément d'information. Elle comprend, en outre, *Chaetocyptera* Enderlein, *Psilaubéa* Enderlein (synonyme de *Neocyptera*) et le prétendu genre *Thyrsocyptera* Enderlein (cf. Contr. XIX : 12, n. 8).

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Macrochètes ocellaires proclives; deux macrochètes intra-alaires post-suturales, l'antérieure la plus robuste; une, deux ou trois paires (maximum) de macrochètes scutellaires marginales; métapleures coalescentes médianement à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III et IV portant plusieurs petites soies sur chaque face de l'aile; un aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibias postérieurs (seule sous-tribu dans ce cas); tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen linéaires (cf. mensurations in BARANOFF 1930 : 527) et cachés par les bords des tergites qui sont contigus sur la ligne médiane; des macrochètes abdominales; palpes normalement développés ou nuls.

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Urites VI et VII soudés en un diplo-urite portant deux paires de stigmates, mais sans « appendice » sternal particulier; urite VIII à tergite développé en capsule robuste, terminée en pointe conique ou en lobes dentiformes; lorsqu'une tarière est développée, elle provient de la pièce post-génitale (urite IX) et présente une gouttière antérieure; dans certains cas, les genitalia ♀♀ paraissent rudimentaires (*Exogaster*, cf. BARANOFF 1929 : 13, RUBTZOVS 1951 : 214).

ŒUF ET MODE DE PONTE - *Descriptions existantes* : *Ecatocypteroptera*, *Neocyptera*, *Ocypteroptera*, *Phyllophilopsis* (TOWNSEND, Man. VII : 107, 137, 140, 162). - *Matériel examiné* : *Cylindromyia brevicornis*, *C. pilipes*, *Neocyptera auriceps*, *Chaetocyptera bicolor*.

L'œuf (fig. 7-8) cylindrique, à chorion membraneux, est introduit dans l'hôte (observations personnelles, cf. Chap. VII), sauf peut-être chez *Exogaster*, si toutefois il est légitime d'en juger, avec RUBTZOVS (1951 : 224-225), d'après la conformation des genitalia ♀♀.

LARVES - *Descriptions existantes* : *Cylindromyia brassicaria* I, II, III (NIELSEN 1909 : 77-78); *Cylindromyia* sp. pl. II, III et *Neocyptera auriceps* (sub. nom. *Ocyptera* sp. A) II, III (DUPUIS, Contr. IV : 418-425). - *Matériel examiné* : *Cylindromyia* sp. pl. I, II, III; *Neocyptera auriceps* I, II, III.

Stade I : armature bucco-pharyngienne (fig. 37) terminée en pointe simple; *pars labialis* très longue et étroite, droite sur sa plus grande longueur; *pars hypostomalis* de la hauteur de la *pars labialis* et en parfaite continuité avec elle; *pars dorsalis* très brièvement sclérifiée (alors qu'elle l'est largement chez les *Phasiina*); *pars ventralis* longue et étroite, mais de sclérification à peu près nulle, raccordée à la *pars dorsalis*, au-dessus du sclérite infrahypostomal, par un petit pont qui, vu de côté, détermine à la base de la *pars labialis* une garde à angle droit fort caractéristique de cette sous-tribu et des *Phasiina*; stigmates postérieurs (fig. 15) s'ouvrant par un orifice simple affleurant à la surface du tégument; des spinules à pointe antérieure sur les deux derniers segments abdominaux (cf. Chap. II); bord antérieur des deux derniers segments thoraciques et des sept premiers abdominaux pourvu, ventralement, de spinules à pointe postérieure peu réfringentes.

Stade II : Une vésicule anale volumineuse et qui n'existe que dans cette sous-tribu; larves connues toutes métapneustiques; aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne (fig. 18) avec un prolongement antérieur typique; crochets buccaux à pointe longue et droite, sans longue racine dorsale mais, par contre, étirés ventralement; aile ventrale sans dent ni lobe; aile dorsale courte; stigmates postérieurs (fig. 24) sans soies sensorielles.

Stade III : Un revêtement tégumentaire complet de plaquettes circulaires sclérifiées, et qui n'existe que dans cette sous-tribu; larves connues toutes métapneustiques; armature bucco-pharyngienne (fig. 31) offrant les mêmes caractéristiques qu'au stade II.

HÔTES - C'est dans la sous-tribu *Cylindromyina* qu'a été découverte la cimicophilie des *Phasiinae*, lorsque DUFOR (1827 : 250) obtint *Chaetocyptera bicolor* de son hôte Pentatomide, *Rhaphigaster nebulosa*. L'élevage par NIELSEN (1909 : 77) de *Cylindromyia brassicaria* à partir d'un autre Pentatomide, *Dolycoris baccarum*, vint confirmer cette observation capitale.

Tous les autres hôtes signalés depuis, en Europe (Cf. Chap. IV), furent toujours des *Pentalomoidea*.

Dans les régions extra-paléarctiques, les seuls hôtes mentionnés sont les suivants, tous *Pentalomidae* :

- dans la Région Néarctique, *Chlorochroa Sayi* (Stål) hôte de *Cylindromyia armata* Aldrich (= *euchenor* Caffrey & Barber, *nec* Walker, cf. ALDRICH 1926 : 6) (CAFFREY & BARBER 1919 : 31);

- dans la Région Néotropicale, *Acedra albocostata* (Spin.) et *A. dimidiaticollis* (Spin.), hôtes de *Dolichocoptera Porteri* (Brethes) Town. (PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO, 1953 : 20).

b - Sous-tribu **Phaniina** Schiner 1862 *emend.*
Brauer & Bergenstamm 1889

- = *Phaniinae*, SCHINER 1862 : LXXI, 419.
- = *Curvicaudae*, ROBINEAU-DESVOIDY 1863 : 8.
- = *Phaniidae caudatae*, BRAUER & BERGENSTAMM, 1889 : 79, 142.
- = *Section Phania (a) caudatae*, VILLENEUVE 1924 : 31.
- = *Phania-ähnliche*, BARANOFF 1929 : 18.
- = *Cylindromyini*, partim, TOWNSEND 1936 (Man. III : 63), 1938 (Man. VII : 84).
- = *Phaniina*, MESNIL 1939 : 60.
- = *Besseria-group* + « *Phania* », VAN EMDEN 1944 : 395-396.
- = *Cylindromyilidae, groupe II*, RUBTZOY 1951 : 242.
- = *Ocypterina*, partim, HERTING 1957 b : 453.

GENRE-TYPE - *Phania* Meigen 1824 : XII, 218, *sensu* Schiner 1862: 420 (= *Euphania* Townsend 1916 a : 12, préemployé l).

CONTENU GÉNÉRIQUE - Les genres de cette sous-tribu sont mêlés par TOWNSEND (Man. VII : 84-177) à ceux des *Cylindromyina* et *Hermyna*.

Il s'agit, en plus du genre-type, des genres paléarctiques *Apostrophus* Loew, *Besseria* R. D., *Evihrissa* Rondani, *Phanosoma* Rondani, *Wahlbergia* Zetterstedt et *Weberia* R. D. A ceux-ci s'ajoutent quelques genres exotiques, notamment *Ancylogaster* Bigot, *Apinops* Coquillett, *Chaetouberia* Villen., *Hemiphania* Villen., *Hemysda* R. D. et *Oedemasoma* Town.

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Macrochètes ocellaires proclives; deux macrochètes intra-alaires post-suturales; trois paires de macrochètes scutellaires marginales ou 4-5 paires (*Besseria*); métapleures coalescentes ou non à l'arrière des hanches postérieures (ceci dépend du degré de sclérisation de la membrane intercalaire qui peut varier chez les individus d'une même espèce, peut-être selon l'ancienneté de leur imaginalisation); nœud des nervures III et IV portant de une à plusieurs petites soies sur chaque face de l'aile; pas d'aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibias postérieurs; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen linéaires, mais moins étroits que chez les *Cylindromyina* et non recouverts par les bords des tergites; des macrochètes abdominales ou pas (*Besseria*); palpes normaux ou robustes (*Phania*, *Evihrissa*).

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Urites VI et VII soudés comme chez les *Cylindromyina* en un diplo-urite portant deux paires de stigmates; le ster-

nite VI-VII porte un « appendice » médian, entier ou bifide, en forme de corne ou de fourche et dirigé vers l'arrière; cet appendice atteint un développement considérable; chez *Phania* et *Evihrissa*, où le diplo-urite forme un bloc massif, court, sans scissure tergo-sternale, l'appendice prend naissance antérieurement et se développe dans un plan sagittal; dans les autres genres paléarctiques, le diplo-urite, très allongé, présente une scissure tergo-sternale nette et son appendice est apical, prolongeant le plan ventral du sternite; le tergite VIII est développé en une capsule robuste terminée ne pointe conique (e. g. *Phania vittata*) ou en lobes plus ou moins digitiformes et divergents (e. g. *Evihrissa obscuripennis*); la tarière, à gouttière antérieure, est formée par la pièce post-génitale; tube anal (urite X) long et fortement sclérifié.

ŒUF ET MODE DE PONTE — *Descriptions existantes* : *Hemyda* (TOWNSEND 1908 : 117 et *Man.* VII : 121); *Apinops* (TOWNSEND, *Man.* VII : 88). — *Matériel examiné* : *Weberia pseudojunesta*.

L'œuf est cylindrique à chorion membraneux; cette morphologie et la conformation des genitalia ♀ permettent de présumer qu'il est injecté dans le corps de l'hôte.

LARVES — *Descriptions existantes* : néant — *Matériel examiné* : *Weberia incrassata* I, II, III; *Wahlbergia bicolor* I, II, III (hôte et puparium communiqués par Mme MONKO); *Phania vittata* I, II, III; divers non déterminés.

Stade I : Armature bucco-pharyngienne terminée en pointe simple; ligule labiale impaire dorsale très développée et étirée latéralement et en arrière; *pars labialis* très longue et étroite, droite sur sa plus grande longueur; *pars hypostomalis* de la hauteur de la *pars labialis* et en parfaite continuité avec elle; *pars dorsalis* longue et haute, bien sclérifiée; *pars ventralis* longue et bien sclérifiée, mais très étroite, raccordée à la *pars dorsalis* au-dessus du sclérite infrahypostomal par un petit pont qui, vu de côté, détermine à la base de la *pars labialis*, une garde à angle droit fort caractéristique; stigmates postérieurs s'ouvrant par un orifice simple affleurant à la surface du tégument; revêtement de spinules à pointe antérieure comprenant : à l'arrière du dernier segment une ceinture complète de spinules toutes identiques, — à l'arrière de l'avant-dernier segment, une ceinture complète de spinules, dont les médio-ventrales sont des microplaques -, à l'arrière de chacun des six premiers segments abdominaux, une aire médioventrale de spinules microplacoïdes de moins en moins étendue de l'arrière vers l'avant; spinules à pointe postérieure présentes seulement dorsalement à l'avant des deux derniers segments thoraciques et des sept premiers abdominaux.

Stade II : Certains *Phaniina* (*Weberia*) sont amphipneustiques, présentant des stigmates antérieurs d'un type d'ailleurs banal (fig. 27); aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne avec un prolongement antérieur typique; crochets buccaux à pointe courte et massive, sans longue racine dorsale; aile ventrale sans dent ni lobe manifeste; aile dorsale courte; stigmates postérieurs sans soies sensorielles.

Stade III : Certaines des larves III de la sous-tribu sont amphipneustiques, à stigmates antérieurs pourvus de plusieurs orifices (cf. Chap. II); armature bucco-pharyngienne (figs. 28, 30) offrant les mêmes caractéristiques qu'au stade II.

HÔTES - La cimicophilie des *Phasiina* n'est encore connue qu'en Région Paléarctique. Elle a été découverte, chez *Phania vittata* parasite du Pentatomide *Arma custos* (*Asopinae*), par MICHALK (1933 : 129) et confirmé par l'élevage de *Wahlbergia bicolor* à partir du Pentatomide fousseur *Menaccarus arenicola* (MONKO 1957 : 355, 361). J'ai personnellement élevé *Weberia incrassata* du Cydnide *Schirus bicolor*, ce qui démontre définitivement le caractère erroné de la prétendue carabophilie de ce genre (v. Chap. II, Sect. B); VIKTOROV & KOZIHARINA (1961 : 53) viennent d'obtenir *Phaniosoma lateritium* du Scutelleride *Psacasta exanthematica*.

3. — TRIBU ALLOPHORINI

Cette tribu renferme les deux sous-tribus *Allophorina* et *Helomyiina*, distinctes par leurs coufs, leurs modes de ponte et leurs genitalia ♀♀, mais très apparentées par leurs caractères imaginaires et les caractères de leurs larves, notamment au stade III.

a - Sous-tribu *Allophorina* Townsend 1908, *emend.* Dupuis 1949

- = *Mouches aplaties* (*M. depressae*), partim, LATREILLE 1802 : 456.
- = *Phasiinae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY, 1826 : 10 (*in* BLAINVILLE), 1830 : 25, 280, 1863 : 196.
- = *Phasiinae*, partim, SCHINER 1862 : LXXI, 398, et auct.
- = *Phasiidae*, partim, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 83, 147.
- = *Hyalomyiini*, LIOY 1895 : 221 (nom vernaculaire italien).
- = *Allophorini*, TOWNSEND 1908 : 126.
- = *Phasiini*, TOWNSEND 1912 a : 45, *nee* auct.
- = *Section Phasia*, partim, VILLENEUVE 1924 : 31.
- = *Allophora-ähnliche*, BARANOFF 1929 : 18.
- = *Phasiini*, partim, TOWNSEND 1936 (Man. III : 53), 1938 (Man. VII : 36).
- = *Subtribu Phasiina*, TOWNSEND 1938 (l. c. : 38) *nee* auct.
- = *Phasiina*, partim, MESNIL 1939 : 59.
- = *Phasiini*, partim, VAN EMDEN 1944 : 427.
- = *Phasia-complex*, BROOKS 1945 a : 647.
- = *Allophorina*, DUPUIS 1949 (Contr. VI : 555).
- = *Phasiidae, groupe II*, RUBTZOVA 1951 : 243.
- = *Allophora-Gruppe*, HERTING 1957 b : 451.

GENRE-TYPE - *Allophora* Robineau-Desvoidy 1830 : 293, *emend.* Mik 1894 : 49 (= *Phasia* Townsend, *nee* Latreille, *nee* R. D.).

CONTENU GÉNÉRIQUE - Les genres de cette sous-tribu sont mêlés par TOWNSEND à ceux des *Ectophasiina* et à quelques *Gymnosomatina* dans sa tribu composite des *Phasiini* (Man. VII : 36-76).

Je range parmi les *Allophorina*, outre le type :

1° les genres paléarctiques *Allophorella* Town., *Brumptallophora* Dupuis, *Hyalomyia* R. D. (= *Parallophora* Girschner) et *Phasia* Latreille s. str. (= *Phoranthia* Rondani);

2° le genre africain *Mormonomyia* B. B.;

3° les genres orientaux : *Akosempomyia* Villen. et *Kosempomyia* Villen. (cf. MESNIL 1953 : 175 et HERTING 1957 b : 451);

4° le genre australien *Besserioides* Curran qui, en dépit de son étymologie, est certainement « closely related to the genus *Hyalomyia* R. D. » (cf. PARAMONOV 1958 : 595, note);

5° le genre néo-zélandais *Campbellia* Miller;

6° la plupart des genres américains du « *Phasia-complex* » de BROOKS (l. c.) : *Allophorellopsis* Town., *Allophoropsis* Town., *Euphorantha* Town., *Hyalomyiopsis* Brooks, *Edematopteryx* Town., *Paraphasia* Town., *Paraphorantha* Town., *Phasiomyia* Town. et *Phoranthella* Town.;

7° les genres néotropicaux *Epatulophasia* Town. et *Paraphasiana* Town.

Je réserve les cas du genre *Heyneophasia* Town., dont la spécificité parasitaire n'est pas établie (cf. Chap. II, Sect. B), et du « supergenus *Austrophasiae* » (TOWNSEND, Man. VII : 72, cf. Sect. C ci-dessous).

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Macrochètes ocellaires proclives ou indistinctes; une seule macrochète intra-alaire post-suturale, la postérieure; deux paires de macrochètes scutellaires marginales (la basale et l'apicale); métapleures non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III-IV inerme; cellule apicale de l'aile en général longuement pétiolée; pas d'aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibias postérieurs; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen larges et non couverts par les bords des tergites; macrochètes abdominales parfois développées, mais souvent très réduites.

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Urites VI et VII indépendants; tergite VI banal; sternite VII formant une robuste gaine pour la tarière; tarière à gouttière postérieure et formée par la pièce prégénitale; pièce post-génitale bien développée, mais membraneuse.

ŒUF ET MODE DE PONTE - *Descriptions existantes* : *Brumtallophora* (LABOULBÈNE 1884 : 21); *Allophorella* (PANTEL 1910 : 95, note 1); *Allophorellopsis*, *Allophoropsis*, *Euphorantha*, *Paraphasia*, *Phasiomyia*, *Phoranthella* (TOWNSEND, Man. VII : 38, 40, 53, 64, 67, 69); *Phasia subcoleoprata* (RUBTZOVA 1947 : 88; TCHERNOVA 1947 : 71-72). - *Matériel examiné* : *Allophora hemiptera*, *Brumtallophora aurigera*, *Phasia subcoleoprata*, *Allophorella obesa*, *Hyalomyia pusilla*, *H. barbifrons*.

Œuf (fig. 1-4) cylindrique à chorion membraneux, injecté dans l'hôte (cf. Contr. XXIII).

LARVES - *Descriptions existantes* : *Phasia subcoleoprata* II, III (RUBTZOVA 1947 : 88-91); *Brumtallophora aurigera* I, II, III, *Allophorella obesa* III, *Hyalomyia pusilla* I, III (DUPUIS Contr. I, IV : 415-418, VIII); *Hyalomyia chilensis* Macquart I, II, III (BERRY 1951 : 339, fig. 2). - *Matériel examiné* : *Allophora hemiptera* I, II, III; *Brumtallophora aurigera* I, II, III; *Phasia subcoleoprata* I, II, III; *Allophorella obesa* I, II, III; *Hyalomyia pusilla* I, II, III; *Hyalomyia barbifrons* I.

Stade I : Armature bucco-pharyngienne (fig. 67-68) terminée en pointe simple; ligule labiale impaire dorsale; *pars labialis* longue et robuste, courbée, de hauteur rapidement décroissante d'arrière en avant; *pars hypostomalis* en parfaite continuité avec la *pars labialis*; *pars dorsalis* et *ventralis* massives, largement raccordées l'une à l'autre en arrière du sclérite infra-hypostomal; stigmates postérieurs s'ouvrant par un orifice bilobé affleurant à la surface du tégument (fig. 16); spinules à pointe antérieure sur les deux derniers segments seulement et à peu près toutes identiques, courtes et plates;

spinules à pointe postérieure présentes, dorsalement seulement, à l'avant des deux derniers segments thoraciques et des sept premiers abdominaux.

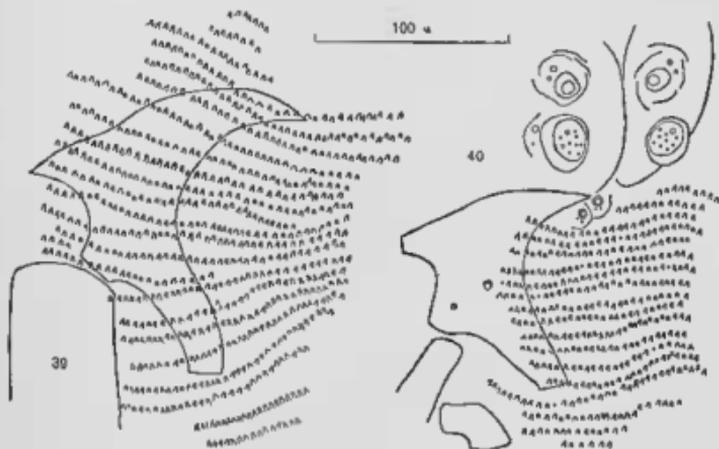


Fig. 39-40. — Larves III d'*Altophorina*, « brosses » d'épines faciales. — Échelle commune. — 39 : *Brumptalophora aurigera* (d'après DUPUIS, Contr. VIII, fig. 12). — 40 : *Helomyia lateralis* (d'après DUPUIS, l. c., fig. 25).

Stade II : Larves connues toutes métapneustiques; aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne (fig. 19) avec un prolongement antérieur typique; crochets buccaux courts, étirés ventralement et sans longue racine dorsale; aile ventrale avec une dent à angle droit; aile dorsale relativement long; stigmates postérieurs (fig. 25) pourvus de quatre bouquets de soies sensorielles.

Stade III : Une brosse faciale de nombreuses épines à pointe antérieure (fig. 39) et qui n'atteint à ce développement que dans la présente sous-tribu et chez les *Helomyiina* (fig. 40); larves connues toutes métapneustiques; armature bucco-pharyngienne offrant (fig. 29) les mêmes caractéristiques qu'au stade II.

HÔTES — Le premier hôte signalé pour un *Altophorina* fut le Scutelleride paléarctique *Eurygaster integriceps* qui héberge les larves de *Phasia subcoleoptata* (VASSILIEV 1913 et auteurs subséquents, cf. Chap. IV). À l'heure actuelle, les hôtes hétéroptères de la plupart des espèces européennes sont connus, y compris ceux d'*Altophora hemiptera* (cf. Contr. XXIII) sur lesquels on se perdait en conjectures; ils appartiennent aux familles *Pentatomidae*, *Scutelleridae*, *Cydnidae*, *Coreidae*, *Rhopalidae*, *Lygaeidae*, *Miridae* et *Anthororidae*; on en trouvera la liste au Chap. IV.

Dans les régions extra-paléarctiques, les premiers hôtes signalés furent les suivants :

— dans la Région Néarctique, le Miride *Leptopterna dolabrata* (L.) hôte de *Hyalomyia Aldrichi* Town. (LEONARD 1916 : 236, sub. nom. *Phoranthia occidentis* Walker);

- dans la Région Éthiopienne, le Pyrrhocoride *Dysdercus superstiosus* (F.), hôte d'*Allophora multisetosa* Villen. (VILLENEUVE 1923 : 78);
- dans la Région Néotropicale, *Dysdercus ruficollis* (L.), hôte de *Paraphorantlia peruviana* Town. (TOWNSEND 1913 : 91 et 1936 b : 489);
- dans la Région Orientale, le Pentatomide *Bagrada cruciferarum* Kirk. hôte de *Hyalomyia indica* (Mesnil) (cf. MESNIL 1953 : 177, venant à l'appui d'une observation imprécise de RAKSHPAL 1950 : 15);
- dans la Région Australienne, le Pyrrhocoride *Dysdercus sidae* (Montr.), hôte de *Besserioides sexualis* Curran (cf. CURRAN 1938 : 186).

b - Sous-tribu *Helomyiina nov.*

GENRE-TYPE - *Helomyia* Robineau-Desvoidy 1830 : 296 emend. Meigen 1838 : 283 (= *Ananta* Meigen 1838 : 283) (seul genre actuellement inclus dans la sous-tribu).

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Identiques à ceux des *Allophorina*; seule est caractéristique la nervation alaire d'un type unique chez les Tachinaires : la transverse apicale et la nervure III sont toutes deux brièvement recourbées en dedans sur la nervure IV, de sorte qu'aucune des trois n'atteint l'apex de l'aile (le nom *Ananta* fait d'ailleurs allusion à ce caractère, cf. MEIGEN l. c.).

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Urites VI et VII indépendants; tergite et sternite VI banals; tergite VII formant une coupe robuste; sternite VII bien distinct, épais, mais nullement prolongé en gaine pour la tarière; pièces pré- et post-génitales également développées en deux longues lamelles étroites, solides, courbées vers l'avant (cf. Chap. II, Sect. A 1).

ŒUF ET MODE DE PONTE - Œuf (v. au Chap. II les références aux descriptions) macrotipe, bien distinct de celui des *Allophorina*, par son chorion épais et son pédoncule antérieur qui lui confère un type unique chez les *Phasiinae* (cf. fig. 65-66). Cet œuf, à la différence de ceux des *Allophorina*, est pondu, sur l'hôte, dans des replis tégumentaires, selon les modalités précisées au Chap. VII.

LARVES - Descriptions existantes : *Helomyia* I, II, III (RUBTZOVA 1947 : 96-98; DUPUIS, Contr. IV : 425-427, Contr. VIII : 520-522, 527-528, 537-540).

Stade I : Armature bucco-pharyngienne du même type, exactement, que chez les *Allophorina*; stigmates postérieurs s'ouvrant par un orifice bilobé, affleurant à la surface du tégument; les autres caractères fort différents, notamment : deux lèvres symétriques de part et d'autre de l'ouverture buccale; spinules à pointe antérieure sur les deux derniers segments seulement et non visibles à l'éclosion; celles du dernier segment apparemment plus robustes latéralement; dix ceintures complètes d'épines à pointe postérieure à l'avant des trois segments thoraciques et des sept premiers abdominaux. (cf. fig. 65-66)

Stade II et III : En tous points de même type que chez les *Allophorina*.

HÔTES - L'unique espèce de cette singulière sous-tribu est polyphage; son premier hôte connu, le Scutelleride *Eurygaster integriceps* fut signalé par VASSILIEV (1913 : 41); ses autres hôtes appartiennent aux familles Pentatomidae, Graphosomatidae, Coreidae, Alydidae et Lygaeidae (cf. Chap. IV).

4. — TRIBU ECTOPHASIINI

Cette tribu groupe les deux sous-tribus *Ectophasiina* et *Gymnosomatina*, extrêmement voisines par l'ensemble de leurs caractères, notamment ceux des larves 1.

a — Sous-tribu *Ectophasiina* Townsend 1912

- = *Mouches aplaties* (*M. depressae*), partim, LATREILLE 1802 : 456.
- = *Phasianae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY 1826 : 10 (*in* BLAINVILLE) et 1830 : 25, 280.
- = *Phasiinae*, partim, SCHINER 1862 : LXXI, 398, et auct.
- = *Phasianae*, partim + *Clytidae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY 1863 : 172, 196, 268.
- = *Phasiidae*, partim, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 83, 147.
- = *Ectophasiini*, TOWNSEND 1912 a : 46.
- = *Section Phasia*, partim, VILLENEUVE 1924 : 31.
- = *Phasia-ähnliche*, partim, BARANGOFF 1929 : 18.
- = *Phasiini*, partim, TOWNSEND 1936 (Man. III : 53), 1938 (Man. VII : 36).
- = *Phasiina*, partim, MESNIL 1939 : 59.
- = *Ectophasiina*, partim, DUPUIS 1949 (Contr. VI : 554).
- = *Phasiidae, groupe I*, partim, RUBTZOV 1951 : 243.
- = *Gruppe Phasia-Gymnosoma-Clytiomyia*, partim, HERTING 1957 b : 452.

GENRE-TYPE — *Ectophasia* Townsend 1912 a : 46 (= *Phasia* R. D. et auct. *nec* Latreille 1804, *nec* Townsend 1912 a).

CONTENU GÉNÉRIQUE — Dans sa tribu *Phasiini*, TOWNSEND a mêlé les genres de la présente sous-tribu à ceux des *Allophorina* et à quelques *Gymnosomatina*.

Je place ici les genres paléarctiques *Chryseria* R. D., *Clytiomyia* Rondani, *Clytiophasia* Dupuis et *Heliozeta* Rondani, qui appartiennent tous au phylum du genre type (cf. Contr. XI) et également *Subclytia* Pandellé, qui s'en éloigne davantage, mais dont tous les caractères essentiels, y compris ceux de la larve 1, sont d'un *Ectophasiina* typique.

Les autres genres de « *Phasiini* » de TOWNSEND qui prennent place ici, en raison de leurs œufs plan-convexes, de leurs genitalia « télescopiques » et de leur exclusion des *Gymnosomatina*, sont : *Enclytia* Town., *Ochrophasia* Town. et *Trichoclytia* Town., tous exotiques.

Les genres *Xysta* Meigen et *Opesia* R. D. (= *Euxysta* Town.) me semblent *incertae sedis* (cf. C ci-après). *Pandelléia* Villen. n'est pas un *Phasiinae*.

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX — Macrochètes ocellaires proclives; une seule macrochète intra-alaire post-suturale, la postérieure; deux paires de macrochètes scutellaires marginales (la basale et l'apicale), les soies apicales rapprochées et croisées; métapleures non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III-IV inerme, ou portant une ou plusieurs sétules, et ceci à l'intérieur parfois d'une même espèce (par ex. *Ectophasia rostrata*); cellule apicale ouverte à l'apex de l'aile ou, au plus, très brièvement pétiolée; eubitus souvent très anguleux et

parfois appendiculé; pas d'aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibias postérieurs; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen larges (cf. mensurations *in* BANANOFF 1930 : 527) et non couverts par les bords des tergites; macrochètes abdominales bien développées (p. ex. *Chryseria*) ou totalement réduites (p. ex. *Ectophasia*).

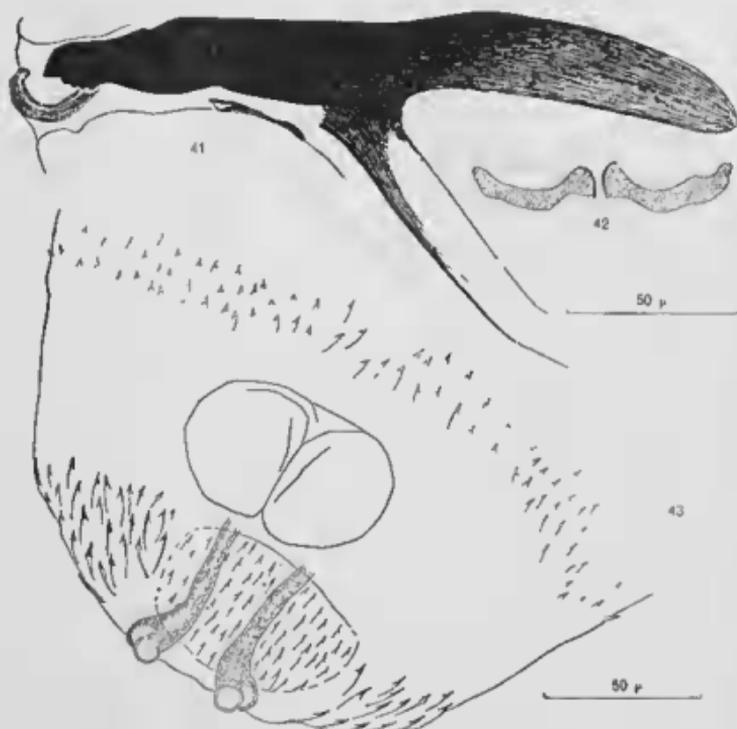


FIG. 41-43. — Larve I d'*Ectophasia rostrata*. — 41 : Armature bucco-pharyngienne, vue latérale; même échelle que la fig. 42 [comparer avec la fig. 12]. — 42 : Lèvres buccales vues de face. — 43 : Extrémité postérieure et stigmata, vue ventrale; noter les grosses épines latérales à pointe antérieure [comparer avec la fig. 17].

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ — Urites VI et VII indépendants; tergite VI anal; sternite VII à peine saillant médianement, ne formant en aucune manière une gaine pour les pièces suivantes; pièce pré-génitale (VIII) formant une languette plate à bout arrondi, recourbée vers l'avant; « cerei » (*sensu* HERTING 1957 *b*, RUBTZOVA 1951) formant deux volumineuses plaques au-dessus de l'ouverture génitale.

ŒUF ET MODE DE PONTE — *Descriptions existantes* : *Ectophasia* sp. (DUFOUR 1851 *b* : 305); *Subelytia* (NIELSEN 1916 : 20); *Clytiomyia* (KHLEBNIKOVA 1927 : 208; DUPUIS, Contr. IV : 398-399); *Chryseria* (VIKTOROV 1960 : 99); *Euctylia*, *Ochrophasia*, *Trichoclytia* (TOWNSEND, Man. VII : 52, 59, 73). —

Matériel examiné : *Subclytia rotundiventris*, *Heliozela pellucens*, *Chryseria helluo*, *Clytiomyia continua*, *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra*, *E. leucoptera*.

Ouf plan-convexe typique (cf. Chap. II et fig. 10, 47-48), déposé sur l'hôte.

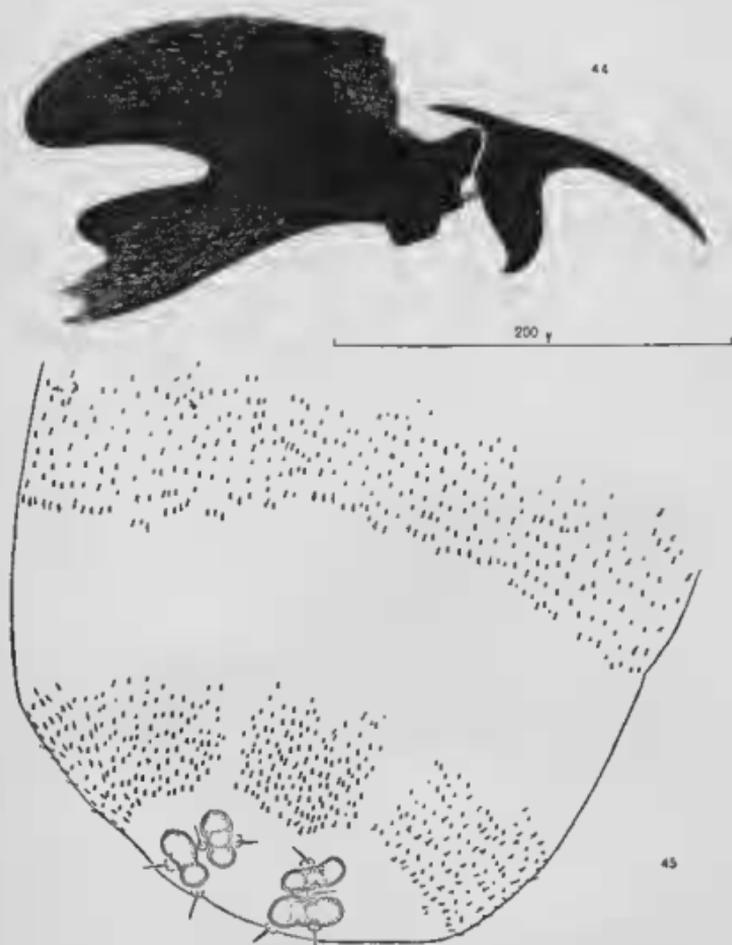


FIG. 44-45. — Larves II d'*Ectophasia rostrata*. — Échelle commune. — 44 : Armature bucco-pharyngienne, vue latérale [comparer avec la fig. 21]. — 45 : Extrémité postérieure et stigmates, vue dorsale [comparer avec la fig. 26].

LARVES — Descriptions existantes : *Ectophasia* sp. II, III (VASSILIEV 1913 : 37-39); *Clytiomyia continua* III (KURLEBNIKOVA 1927, pl. fig. 4) et II, III (DUPUIS Contr. IV : 400-409 et XV : 89, n. 25); *Ectophasia rostrata* sub. nom. *crassipennis* II, III (DUPUIS Contr. IV : 409-413) et I (DUPUIS, Contr. VIII, fig. 6 p. 519); *Chryseria helluo* I, II, III (VIKTOROV 1960 : 99-103). —

Matériel examiné : *Subclytia rotundiventris* I, II; *Heliozeta peltucens* I, II, III; *Chryseria helluo*, I, II, III; *Clytiomyia continua* I, II, III; *Clytiophasia dalmatica*, I, II, III; *Ectophasia rostrata* I, II, III; *E. rubra* I, II, III.

Stade I : Extrémité de l'armature bucco-pharyngienne (fig. 41) tronquée et portant, ventralement, une série de petites dents; deux lèvres symétriques de part et d'autre de l'ouverture buccale (fig. 42); *pars labialis* longue, robuste, haute et droite, en parfaite continuité avec la *pars hypostomalis* qui est de même hauteur; *pars dorsalis* longue, plus ou moins totalement sclérifiée, selon les espèces et l'âge de la larve, mais environ de la hauteur des deux parties précédentes; *pars ventralis* longue et droite, beaucoup plus étroite que la *pars dorsalis* et largement distante de celle-ci; l'insertion de la *pars ventralis* sur la *pars hypostomalis* forme une très petite garde à angle droit à la base de cette dernière; stigmates postérieurs s'ouvrant par un orifice bilobé, affleurant à la surface du tégument (fig. 43); spinules à pointe antérieure sur les deux derniers segments, fines et courtes, à l'exception de deux aires parastigmatiques droite et gauche où elles sont très longues, bien sclérifiées et robustes (fig. 43); dix ceintures complètes de spinules à pointe postérieure (fig. 13) à l'avant des trois segments thoraciques et des sept premiers abdominaux; dans chaque ceinture, les épines des rangs antérieurs sont de longues pointes fines et celles des rangs postérieurs des microplaques.

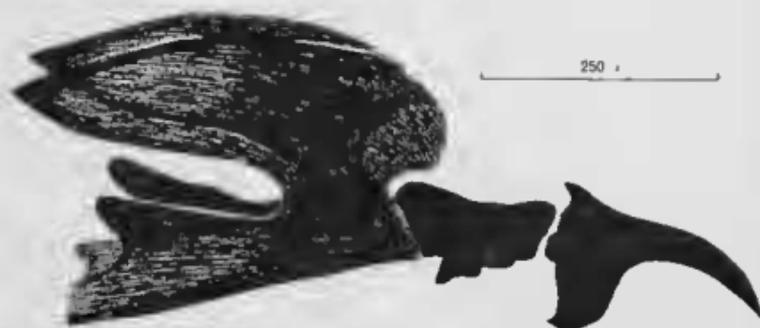


FIG. 46. — Larve III d'*Ectophasia rostrata*, armature bucco-pharyngienne, vue latérale [comparer avec la fig. 32].

Stade II : Larves connues, toutes métapneustiques; aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne (fig. 44) sans prolongement antérieur; crochets buccaux à pointe très longue, très fine et très recourbée, à racine dorsale longue et aiguë et lobe ventral réléchi vers l'arrière; aile ventrale pourvue d'une robuste dent dorsale lobée; aile dorsale longue; stigmates postérieurs (fig. 45) pourvus de 4 soies sensorielles simples.

Stade III : Larves connues toutes métapneustiques; armature bucco-pharyngienne (fig. 46) offrant les mêmes caractéristiques qu'au stade II, sauf les crochets buccaux qui sont plus droits, plus massifs, avec une racine dorsale courte (et non longue, cf. erratum in Contr. XIV : 336).

HÔTES - Le premier hôte signalé fut le Pentatomide *Rhaphigaster nebulosa* dont DUFOUR (1848 : 428) a élevé *Ectophasia* sp. (sub. nom. *crassipennis*). Les nombreux hôtes actuellement connus (cf. Chap. IV) sont ceux des seules espèces paléarctiques; ils appartiennent aux familles *Pentatomidae*, *Scutelleridae*, *Graphosomatidae*, *Acanthosomatidae*, *Cydnidae*, *Coreidae*, *Rhopalidae*, *Dicranocepholidae*, *Alydidae*, *Lygaeidae* et *Reduviidae*; j'ai, en outre, élevé *Ectophasia rostrata* jusqu'à l'imago chez des *Pyrrhocoridae* exotiques (*Dysdercus* sp. pl.) (cf. Chap. X, Sect. A1 et X11, Sect. C2).

b - Sous-tribu **Gymnosomatina** Macquart 1834, emend.
Brauer & Bergenstamm 1889

- Mouches exarticulées (*M. inarticulatae*), partim, LATREILLE 1802 : 456.
- = Gastrodées (*Gastrodeae*), ROBINEAU-DESVOIDY 1826 : 10 (in BLAINVILLE) et 1830 : 235.
- = *Gymnosomées* (*Gymnosomeae*), MACQUART 1834 : 142, 208 (*).
- = *Gymnosominae*, SCHINER 1862 : LXXI, 409.
- *Gymnosomatidae*, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 79, 142.
- = *Gymnosomatinae*, incl. *Cystogasterini*, TOWNSEND 1908 : 78, 127.
- = *Rhodogyntina*, TOWNSEND 1912 a : 46.
- = *Phasiinae*, section *Gymnosoma*, VILLENEUVE 1924 : 31.
- = *Phasia-ähnliche*, partim, BARANOFF 1929 : 18.
- = *Gymnosomatini*, TOWNSEND 1936 (Man. III : 44), 1938 (Man. VII : 7).
- = *Rhodogyntina*, MESNIL 1939 : 57.
- = *Gymnosoma-group*, VAN EMDEN 1944 : 427.
- = *Rhodogyne-complex*, BROOKS 1945 b.
- = *Ectophasiina*, partim, DUPUIS 1949 (Contr. VI : 554).
- = *Phosiidae*, groupe I, partim, RUBTZOVA 1951 : 243.
- = *Gruppe Phasia-Gymnosoma-Clytomyia*, partim, HERTING 1957 b : 452.

GENRE-TYPE - *Gymnosoma* Meigen 1803 : 278 (= *Rhodogyne* Henedel 1908 : 66, ex Meigen 1800 : 39).

CONTENU GÉNÉRIQUE - La sous-tribu renferme, outre le type, les genres *Perigymnosoma* Villen. et *Stylogymnomyia* B. B., tous deux inclus par TOWNSEND (Man. VII : 7-9) dans ses *Gymnosomatini*; mais elle comprend encore des genres dont il avait fait des « *Phasiini* » et que BROOKS (l. c.) a inclus, avec raison, dans son « *Rhodogyne-complex* »; il s'agit de *Gymnoclytia* B. B., *Pallasia* R. D. (= *Cystogaster* Latr.), *Procytlogaster* Town. et *Siphopallasia* Brooks.

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Chez les *Gymnosomatina*, totalement semblables par ailleurs aux *Ectophasiina*, les tergites du pré-abdomen sont coalescents entre eux médianement et toute macrochète abdominale a disparu.

En ce qui concerne les soies scutellaires marginales, j'ai naguère admis implicitement (Contr. XI : 592) que les deux paires classiques des *Gymno-*

(*) MACQUART reconnaît alors la paternité du groupe (cf. p. 208, *Gymnosomeae* Nob.) qu'il attribuera ensuite (1855 a : 187) à FALLÉN; en fait, rien de semblable n'existe dans l'œuvre de ce dernier auteur.

somatina représentaient la basale et la subapicale, l'apicale ayant disparu. En fait, il existe, chez certaines *Gymnosoma* du groupe *costata*, 3 paires de scutellaires, une tout à fait basale, une intercalaire et une « subapicale » par sa position. Si l'on tient compte du raccourcissement du scutellum qui, dans le genre, est semi-circulaire et non pas triangulaire, il apparaît que cette dernière paire représente des apicales extrêmement écartées. Dans ces conditions, les *Gymnosomatina* auraient, le plus souvent, une paire de basales et une paire d'apicales et ne diffèrent vrainement des *Ectophasiina*, sous ce rapport, que par l'écartement extrême des soies apicales.

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Rigoureusement semblables à ce qu'on observe chez les *Ectophasiina*.

ŒUF ET MODE DE PONTE - *Descriptions existantes* : *Gymnosoma* sp. pl. sub. nom. *rotundata* (DUPOUR 1851 b : 304, fig. 105; PANTEL 1910 : 32, 47, 100; MICHALK 1935 : 134-135); *Gymnosoma rotundata* (NIELSEN 1916 : 18); *Gymnosoma clavata* (PLOTNIKOV 1926 : 253, sub. nom. *rotundata*; TCHERNOVA 1947 : 71); *Cystogaster globosa* (NIELSEN 1916 : 14); *Gymnoclytia* sp. (TOWNSEND, Man. VII : 55); *Gymnosoma* ? *fuliginosa* R. D. (CLANCY 1946 a : 328); *Siphopallasia dubia* (West) (BROOKS 1945 b, fig. 22); *Gymnosoma dolycoridis* sub. nom. *Strawinskiomyia costata* (DUPUIS, Contr. XII : 133). - *Matériel examiné* : *Cystogaster globosa*, *Gymnosoma clavata*, *G. brachypellae*, *G. desertorum*, *G. rotundata*, *G. costata*, *G. carpocoridis*, *G. dolycoridis* et diverses espèces de *Gymnosoma* asiatiques non déterminées.

Œuf plan-convexe, (fig. 9, 49 à 54) déposé sur l'hôte et typique dans la plupart des cas, mais offrant cependant chez *G. carpocoridis* et *G. dolycoridis* les variantes étudiées dans le Chap. II, Sect. A2.

LARVES - *Descriptions existantes* : *Gymnosoma* sp., sub. nom. *rotundata*, III (KÜNCKEL 1879 : 354-355); *Gymnosoma rotundata* I, II (NIELSEN 1916 : 18-19; non DUPUIS Contr. IV : 413-415); *Cystogaster globosa* I, II, III (NIELSEN 1916 : 14-16). - *Matériel examiné* : *Cystogaster globosa* I, II, III; *Gymnosoma clavata* I, II, III; *G. brachypellae* I; *G. desertorum* I, II, III; *G. rotundata* I, II; *G. costata* I; *G. carpocoridis* I, II, III; *G. dolycoridis* I, II, III.

Stades I, II et III : En tous points de même type que les stades correspondants des *Ectophasiina* (v. fig. 12, 17, 21, 26, 32).

HÔTES - Le parasitisme des *Gymnosoma* d'Europe chez les Pentatomides fut découvert par von HEYDEN (1843 : 209) dont l'observation a été bien souvent confirmée depuis (cf. Chap. IV).

Dans les régions extra-paléarctiques, les premiers hôtes signalés furent les suivants :

- dans la Région Néarctique, le Pentatomide *Pitedia ligata* (Say), hôte de *Gymnosoma fuliginosa* R. D. sensu Morrill (cf. MORRILL 1907 : 11, 1910 : 64; v. aussi Chap. VII);

- dans la Région Éthiopienne, le Pentatomide *Agonoscelis* ? *erosa* (Westw.) hôte de *Gymnosoma Emdeni* Mesnil (cf. CUTHBERTSON 1941 : 5, CUTHBERTSON & MUNRO 1941 : 93, MESNIL 1950 : 115).

Tous les hôtes connus sont des *Pentatomoidea* appartenant aux familles *Pentatomidae*, *Cydidae*, *Graphosomatidae* et ? *Scutelleridae* (cf. Chap. IV).

B — SOUS-TRIBUS INCERTÆ SEDIS

Je traite ici de quatre sous-tribus, numériquement importantes, relativement bien individualisées par leurs caractères morphologiques et qui ont toutes été suspectées par les auteurs. Cependant l'une d'elles (*Hermyna*) n'a été nommée que récemment et deux autres (*Acaulonina*, *Cylindromyitina*) reçoivent ici un nom pour la première fois.

Ces sous-tribus, entièrement extra-paléarctiques, sont trop peu connues pour que leurs affinités mutuelles, ou avec les sous-tribus précédentes, puissent être précisées. Elles ne cesseront d'être *incertae sedis* que lorsque leurs genitalia, leurs œufs et leurs larves auront été mieux étudiés.

a — Sous-tribu *Hermyna* Dupuis 1957 (1)

- = *Ocypteratae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY 1830 : 222.
- = *Schineriidae*, partim, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 79, 140.
- = *Section Euthera*, VILLENEUVE 1924 : 32.
- = *Cylindromyitini*, partim, TOWNSEND 1936 (Man. III : 63), 1938 (Man. VII : 84).
- = *Euthera*, partim, MESNIL 1939 : 60, nec TOWNSEND 1912 a : 49.
- = *Hermyna-group*, VAN EMDEN 1944 : 392, 394.
- = *Gruppe Hermyna-Clara*, HERTING 1957 b : 452.
- = *Hermyna*, DUPUIS 1957 (Contr. XXI : 72).

GENRE-TYPE — *Hermyna* (1) Robineau-Desvoidy 1830 : 226 (= *Paraphania* B. B. 1889).

CONTENU GÉNÉRIQUE — Si l'on admet les affinités indiquées par TOWNSEND (Man. VII : 97-108) pour certains de ses « *Cylindromyitini* », la présente sous-tribu renferme, en plus du type, les genres *Clara* B. B. (nom préemployé), *Deuteroclara* Villen., *Formicophania* Town., *Gerocyptera* Town., *Liancosmia* Speiser, *Makilingmyia* Town., *Orectocera* Van der Wulp, *Paraclara* Bezzi et *Pseudorctocera* Town., tous exotiques.

Certains de ces genres sont probablement synonymes (cf. MALLOCH 1931 b : 327-334 et CURRAN 1941 : 3-5). Malgré les avis de BRAUER & BERGENSTAMM (1894 : 623) et de MALLOCH (*l. c.* : 327), je ne crois pas que le genre *Penthosia* Van der Wulp appartienne à la sous-tribu; le « needlelike piercer » des ♀♀ mentionné par TOWNSEND (Man. VII : 153) l'en éloigne.

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX — Profil de la tête très allongé dorso-ventralement, plus large au niveau du front qu'au niveau de l'épistome nullement saillant; article III des antennes extrêmement long (4 à 7 fois autant que l'article II); macrochètes ocellaires proclives; macrochète intralabiale post-suturale antérieure faible ou nulle; trois paires de macrochètes scutellaires marginales; métapleures non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III-IV avec une ou plusieurs petites soies bien nettes; cellule apicale de l'aile ouverte ou fermée; apex

(1) Conformément à une observation de VAN EMDEN (1944 : 398). Il n'y a aucune raison de modifier *Hermyna* R. D. en « *Hermyna* », d'où l'orthographe *Hermyna*, et non « *Hermynina* », pour la sous-tribu.

des tibias postérieurs avec ou sans aiguillon postéro-ventral; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen larges, découverts; des macrochètes abdominales; palpes très grands.

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ — Urites VI et VII indépendants; tergite VI banal; sternite VII épaissi, développé en réceptacle de la pièce pré-génitale; celle-ci (sternite VIII) robuste et « löffelformig » (HERTING 1957 b : 452) c'est-à-dire large, à concavité tournée vers le haut, et non pas en forme de tarière; urite IX représenté par un Endtergit au sens de HERTING (*l. c.*); « cerei » formant deux plaques épaisses au-dessus de l'orifice génital.

ŒUF, MODE DE PONTE ET LARVES — Inconnus.

HÔTES — Les seuls hôtes connus sont les Coréides du genre *Anoplo-cnemis* qui hébergent en Afrique les larves de *Paraclara magnifica* Bezzi et de *Hermya diabolus* (Wiedeman) ainsi que je l'ai indiqué en 1957 (Contr. XXI : 73).

b — Sous-tribu *Trichopodina* Townsend 1908 *s. str.*

- *Phasiinae*, partim, ROBINEAU-DESVOIDY 1830 : 283.
- *Phasiidae*, partim, BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 147.
- *Trichopodini* + *Xanthomelanodini*, TOWNSEND 1908 : 129.
- *Trichopodiae* + *Polystomyiae*, TOWNSEND 1913 : 94.
- *Trichopodini*, TOWNSEND 1931 : 83.
- *Trichopodini*, partim, TOWNSEND 1936 (Man. III : 47), 1938 (Man. VII : 9).
- *Trichopoda-group*, TOWNSEND 1936 (*l. c.* : 49).
- *Trichopoda typica* + *Xanthomelanodes-complex*, SABROSKY 1950 : 361, 363, 366.

GENRE-TYPE — *Trichopoda* Berthold 1827 : 508, *ex Latreille* 1825 : 498.

CONTENU GÉNÉRIQUE — La sous-tribu, au sens restreint que j'adopte ici, comprend ceux des *Trichopodini* de TOWNSEND (Man. VII : 9-35) qui possèdent des genitalia ♀♀ télescopiques et un œuf plan-convexe. Ainsi épurés des *Acaulonina* et *Cylindrophasiina*, les *Trichopodina* demeurent néanmoins assez polymorphes quant à leurs autres caractères. C'est donc sous réserve d'un inventaire plus approfondi que j'y range :

- les genres américains relevant des « *Trichopoda typica* » de SABROSKY (*l. c.*) soit : le type, *Eutrichopoda* Town., *Galactomyia* Town. et *Polistomyia* Town.;

- deux genres, également américains, *Xanthomelanodes* Town. (= *Erythrophasias* Town.) et *Xenophasia* Town., dont la clétotaxie scutellaire assez particulière justifie le « *Xanthomelanodes-complex* » de SABROSKY (*l. c.*);

- trois genres néotropicaux, *Xanthomelanopsis* Town., *Urucurymyia* Town. et *Melanorophasia* Town. (peut-être synonymes) dont l'œuf et les genitalia ♀♀ interdisent le maintien dans le « *Acaulona-complex* » de SABROSKY (*l. c.*);

- trois genres africains, *Bogusia* Rondani, *Epineura* B. B. et *Engelobogusia* Town., probablement synonymes, présentant l'habitue et les principaux caractères somatiques du genre *Trichopoda*, mais dont le volumineux

phallus porte à l'apex une « spiral crest » très caractéristique, remarquablement figurée par VAN EMDEN (1944 pl. II, fig. 19-23) et qui n'existe pas chez *Trichopoda*;

- le genre africain *Bogosiella* Villen. dont le phallus se termine par un gland volumineux mais apparemment banal, et dont l'aile présente une cellule apicale pétiolée;

- le genre *Pentalomophaga* De Meijere signalé de Java et du Queensland.

Les genres *Kosempomyia* Villen. et *Akosempomyia* Villen. représentent des *Allophorina* (v. supra); *Saralba* Walker est parfaitement *incertae sedis*; *Ectophasiopsis* Town. l'est également, TOWNSEND l'ayant tantôt rapproché des *Trichopodina* (1915 b : 440), tantôt placé dans ses « *Phasiini* » (Man. VII : 47).

CARACTÈRES SOMATIQUES IMAGINAUX - Macrochètes ocellaires proclives; une seule macrochète intra-alair post-suturale, la postérieure; deux paires de macrochètes scutellaires marginales (la basale et l'apicale, pas de subapicale); métapleures non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; nœud des nervures III-IV incerne (*Bogosiella*) ou avec quelques sétules infimes; cellule apicale de l'aile ouverte à longuement pétiolée (*Bogosiella*); pas d'aiguillon postéro-ventral à l'apex des tibias postérieurs; tergites du préabdomen libres; sternites du préabdomen larges et non couverts par les bords des tergites; macrochètes abdominales vestigiales ou nulles (chez *Bogosiella*, le disque abdominal glabre est à ce point caractéristique que CURRAN 1933 : 168 a redécrit *B. fasciata* comme une *Besseria* [*B. atypica* n. sp.]).

ABDOMEN ET GENITALIA ♀♀ - Urites VI et VII indépendants; tergite VI banal; sternite VII ni saillant, ni épaissi médianement, ne formant en aucune manière une gaine ou un calice pour les pièces suivantes; pièce pré-génitale (VIII) formant une languette plate à bout arrondi, non recourbée vers l'avant; « cerci » formant deux grandes plaques au-dessus de l'ouverture génitale.

ŒUF ET MODE DE PONTE - *Descriptions existantes* : *Xanthomelanopsis* (TOWNSEND 1911 a : 128, 1912 b : 302, Man. VII : 34 et XII, pl. 21 fig. 148); *Trichopoda* (WORTHLEY 1924 : 68, BEARD 1940 : 628-632, fig. 10-11); *Xanthomelanodes* (= *Erythrophasia*), *Polistomyia*, *Galactomyia* (TOWNSEND Man. VII : 17, 26, 29); *Bogosiella* (HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 24). - *Matériel examiné* : *Trichopoda pennipes*.

Œuf plan-convexe, typique ou plus ou moins aberrant (*Xanthomelanodes*, cf. Chap. II), déposé sur l'hôte.

LARVES - *Descriptions existantes* : *Trichopoda pennipes* I, II, III (BEARD 1940 : 628-632). - *Matériel examiné* : *Bogosiella fasciata* I, II, III.

Stade I : Armature bucco-pharyngienne terminée en pointe simple; deux lèvres symétriques de part et d'autre de l'ouverture buccale (*Bogosiella*, fig. 38); *pars labialis* longue et étroite, largement raccordée à la *pars hypostomalis*; *pars dorsalis* et *ventralis* massives, largement raccordées l'une à l'autre, leur ensemble inséré, non point dans le prolongement direct des *pars labialis* et *hypostomalis*, mais à angle obtus, d'où l'aspect courbé de l'armature bucco-pharyngienne dans son ensemble (fig. 38); stigmates de l'armature bucco-pharyngienne dans son ensemble (fig. 38); stigmates postérieurs s'ouvrant par un orifice bilobé, affleurant à la surface du tégu-

ment (*Bogosiella*); dix ceintures de spinules sur les trois segments thoraciques et les sept premiers abdominaux et deux ceintures postérieures, l'ensemble insuffisamment décrit par BEARD chez *Trichopoda* et mal observable sur l'exuvie de *Bogosiella* à ma disposition.

Stade II : Se reporter à la description sommaire de BEARD (*l. c.*). Le crochet buccal a une pointe très fine et courbée, aussi bien chez *Trichopoda* (BEARD) que chez *Bogosiella* (d'après une exuvie en mauvais état).

Stade III : D'après la fig. 11 de BEARD, l'aile dorsale de l'armature bucco-pharyngienne aurait un prolongement antérieur; il n'existe pas chez *Bogosiella*; dans les deux genres, l'aile ventrale porte une grosse dent lobée et les crochets buccaux sont plus massifs qu'au stade II; chez *Bogosiella*, l'aile dorsale est excessivement longue. Certaines larves III de *Trichopodina* seraient métapneustiques (cf. Chap. II).

HÔTES - La découverte de la cimicophilie d'un Trichopode vrai est due à CHITTENDEN (1899 : 26) qui signale le Coreïde *Anasa tristis* comme hôte de *Trichopoda pennipes*. Une larve indéterminée de Diptère parasite était d'ailleurs déjà connue chez cet hôte (cf. KNOLLEN 1875 : 519).

Les hôtes de « *Trichopoda typica* » signalés à ce jour appartiennent aux familles Pentatomidae, Scutelleridae, Coreidae, Largidae et Pyrrhocoridae (v. entre autres MENDES 1938 : 216, COSTA LIMA 1940 : 72, BEARD 1940 : 625-626, O'CONNOR 1950 : 67, DIETRICK & VAN DEN BOSCH 1957 : 627).

Les hôtes de *Trichopodina* plus ou moins atypiques ont également été observés. En Amérique du Sud, *Xanthomelanopsis* aff. *brasiliensis* Town. a été élevé d'un Largidae (*Euryophthalmus rufipennis* [Lap.], cf. MENDES 1959 : 581), *X. peruanus* (Town.) est parasite d'un Pyrrhocoride (*Stenomacra* aff. *limbatipennis* Stål, cf. TOWNSEND 1912 b : 302) et enfin, *Melanorophasia minuscula* Town. a pour hôte d'autres Pyrrhocorides (*Dysdercus*, cf. TOWNSEND, Man. XII : 223). Les espèces du genre *Bogosiella* (= *Epineura*) sont bien connues en Afrique comme parasites de *Dysdercus* (*Pyrrhocoridae*, cf. VILLENEUVE 1923 : 78, VAN EMDEN 1944 : 429-430) et d'*Antestiopsis* (*Pentatomidae*, cf. TAYLOR 1915 : 11 du sep.). *Bogosiella fasciata* (F.) est, de même, un parasite classique des *Dysdercus* africains (cf. HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 26, VAN EMDEN 1944 : 430, RAINEY 1947 : 305). *Pentatomophaga bicincta* De Meijere, décrit d'après un individu élevé du Pentatomide *Antestia partita* (Walker) (= *plebeia* Vollenhoven) (DE MEIJERE 1917 : 247), attaque également le Coreïde *Amblypella lutescens* (Dist.) (cf. PHILLIPS 1956 : 576).

Les hôtes de genre *Xanthomelanodes* n'ont malheureusement pas encore été découverts.

c - Sous-tribu *Cylindrophasiina* nov.

= *Cylindrophasia*-group, TOWNSEND 1936 (Man. III : 49).

= *Trichopoda atypica*, SABROSKY 1950 : 366.

GENRE-TYPE - *Cylindrophasia* Townsend 1916 c : 22.

CONTENU GÉNÉRIQUE - Sous réserve de l'homogénéité des « *Trichopoda atypica* » de SABROSKY (*l. c.*), la sous-tribu, entièrement néotropicale, comprendrait le type et les genres *Atrichiopoda* Town., *Bibiomima* B. B.,

Dallasingia Blanchard, *Euomogenia* Town., *Homogenia* Van der Wulp, *Pennapoda* Town., *Platyphasia* Town., *Syringosoma* Town. et *Tapajosa* Town. Plusieurs de ces genres, souvent connus dans un seul des sexes, sont probablement synonymes.

DISCUSSION — Il est nécessaire de séparer les *Cylindrophasiina* des *Trichopodina s. str.*, car leurs représentants offrent des métapleures coalescentes et surtout une tarière formée, selon TOWNSEND (Man. VII : 14), par la pièce post-génitale. Ces deux caractères importants rappellent les *Cylindronyiina*.

L'œuf, le mode de ponte et les larves sont malheureusement inconnus.

HÔTES — Les seuls hôtes signalés sont ceux de *Euomogenia dysderci* Town.; il s'agit des Pyrrhocorides *Dysdercus Mendesi* Blöte, *D. ruficollis* (L.) et *D. honestus* Blöte (cf. TOWNSEND 1937 : 317, 1938 : 204; MENDES 1938 : 216, 1959 : 579).

d — Sous-tribu *Acaulonina* nov.

= *Acaulona*-complex, partim, SABROSKY 1950 : 361, 367.

GENRE-TYPE — *Acaulona* Van der Wulp 1888 : 4.

CONTENU GÉNÉRIQUE — SABROSKY (*l. c.*) n'a défini son « *Acaulona* complex » que par le caractère négatif des tibias postérieurs « entirely without flattened bristles ». En fait, il est impossible, en raison de leurs œufs fort différents, de placer *Xanthomelanopsis* et *Acaulona* dans la même sous-tribu. Excluant donc le genre *Xanthomelanopsis* et le genre affine *Melanorophasia*, je maintiens dans les *Acaulonina* le type et les genres *Euacaulona* Town., *Forcipophasia* Town. et *Itaxanthomelana* Town.

DISCUSSION — Les genres précédents demeurent pratiquement inconnus. Deux espèces du genre-type (cf. BERRY 1951) introduisent dans l'hôte des œufs à chorion mince, d'un type particulier (cf. Chap. II) et diffèrent beaucoup par là des *Trichopodina s. str.* Les larves des trois stades ont été décrites par BERRY (*l. c.* fig. 1, p. 337), mais sans détails propres à fonder une opinion sur les relations de la sous-tribu.

HÔTES — La découverte de la cinicophagie des *Acaulonina* est due à TOWNSEND (1913 : 93) qui signale le parasitisme, maintes fois confirmé depuis, d'*Acaulona peruviana* Town. chez le Pyrrhocoride *Dysdercus ruficollis* (L.). D'autres hôtes appartiennent aux familles *Largidae* et *Pentatomidae* (cf. MENDES 1938 : 216; PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO 1953 : 66).

C — TAXA PUREMENT NOMINAUX

Certains petits taxa rapprochés des *Phasiinae* par les auteurs n'ont qu'une existence nominale, en ce sens que leur création résulte uniquement du choix plus ou moins intuitif d'un genre-type, sans le moindre effort diagnostique et taxinomique digne de ce nom.

Qu'il s'agisse ou non de vrais *Phasiinae*, je les examine sommairement ci-après, selon l'ordre chronologique de leur création.

a - **Epigrimyini**, Townsend 1908 : 76.

b - **Beskiini**, Townsend 1911 *a* : 147.

Ces deux « tribus » sont monotypiques. D'après une opinion ancienne de TOWNSEND (1891 : 376 et Man. VII : 109) et de BRAUER & BERGENSTAMM (1893 : 190), les deux genres *Beskia* B. B. *s.l.* (i. e. *Beskia s. str.* + *Ocypterosiph* Town.) et *Epigrimyia* Town. seraient apparentés. TOWNSEND les range tous deux dans ses *Cylindromyiini* et signale qu'ils possèdent un utérus incubateur (*l.c.* VII : 94, 110). Cette singularité, discutée dans le Chap. VI, éloigne, à mon avis, *Epigrimyia* et *Ocypterosiph* des *Phasiinae* vrais, mais *Beskia (s. str.) cornuta* B. B. est certainement un authentique cimicophage.

c - **Pseudocyptherinae**, Bezzi 1925 *a* : 122 (= *Subsectio Pseudocypthera* Brauer & Bergenstamm 1893 : 143).

Cette « sous-famille » ne renferme que le genre-type *Pseudocypthera* B. B., avec deux espèces (*obscura* B. B. *l. c.*, *erythroga* Bezzi 1925 *a* : 122) insuffisamment décrites. *Ps. erythroga* est parasite du Podopside *Scolinophara coarctata* (F.) en Malaisie (cf. CORBETT & MILLER 1928 : 423, 1933 : 10).

d - **Hesperophasiini**, Townsend 1931 : 87, 1936 (Man. III : 83).

e - **Euscopliopterygini**, Townsend 1931 : 87, 1936 (Man. III : 86).

De ces deux « tribus », « nothing is known of the internal anatomy, early stages or hosts » (TOWNSEND 1936 *l. c.*).

f - **Chiricahuini**, Townsend 1936 (Man. III : 88).

Cette « tribu » s'éloigne des *Phasiinae* vrais par son utérus incubateur (TOWNSEND 1936 *l. c.*).

g - **Supergen** *Austrophasiinae*, Townsend 1938 (Man. VII : 72).

TOWNSEND semble grouper, sous cette désignation, les genres *Austrophasia* Town., *Allophorophasia* Town., *Tayloria* Malloch et un genre affiné à créer pour le « *Catharosia* » *varicolor* de CURRAN (1927 : 165) (cf. MALLOCH 1931 *a* : 295). *Austrophasia aureiventris* (Curran) et le prétendu « *Catharosia* » de CURRAN sont parasites de Pyrrhocorides (cf. CURRAN 1927, 1938; BALLARD & EVANS 1928 : 430; CORBETT & MILLER 1933 : 8) en Malaisie et en Australie.

Rien n'indique qu'en dépit de son étymologie, le genre *Austrophasiopsis* Town. (= *Kosempomyiella* Baranoff) entre dans le présent taxon. L'existence d'un utérus incubateur (BARANOFF 1934 *a* : 165) incite d'ailleurs à douter qu'il s'agisse d'un *Phasiinae* (cf. Chap. VI).

h - **Xystina**, Belanovsky 1951 : 134.

Cette « sous-tribu », parfaitement artificielle, renferme, notamment, un genre d'*Ectophasiina* (*Clytiomyia* Rondani) et le genre *Tamiclea* Macquart, étranger aux *Phasiinae*. Elle est fondée sur le genre *Xysta* Belanovsky (= *Opeisia* R. D. = *Euxysta* Town.) et non point sur le genre *Xysta* Meigen (= *Kiritchenkia* Zimin). La position de ce dernier demeure énigmatique, la cillature des tibiaux du mâle ne suffisant pas à rapprocher les « Xystes » et les « Trichopodes » (ROBINEAU-DESVOIDY 1830 : 281).

Xysta (s. str.) holosericea possède, d'après PANTEL (1910 : 95), un œuf à chorion membraneux et un appareil génital ♀ du type des *Allophorina*.

RÉSUMÉ

Le chapitre ci-dessus, consacré à la classification de la sous-famille *Phasiinae* en tribus et sous-tribus, repose sur deux principes que je considère comme essentiels, à savoir, d'une part, que la taxinomie doit être édifiée de la base vers le sommet, d'autre part que le maximum de caractères doit être mis en œuvre.

Malheureusement, les informations disponibles sur les divers *Phasiinae* sont fort inégales, les formes extra-européennes n'ayant jamais été étudiées de manière satisfaisante.

J'ai donc dû traiter, avec des informations de plus en plus réduites :

- des sous-tribus de position taxinomique connue, représentées dans la région paléarétique et que j'ai étudiées personnellement;
- des sous-tribus *incertae sedis*, mais dont la morphologie, les larves et les hôtes sont en partie connus;
- des taxa purement nominaux, pratiquement inconnus.

L'exposé correspondant, tenant compte de caractères jusqu'alors méconnus (notamment ceux tirés de la morphologie préimaginale), brosse néanmoins, de la taxinomie des *Phasiinae*, un tableau critique nouveau, plus complet que ceux qui l'ont précédé.

Les sous-tribus de position taxinomique connue - sans que l'on puisse pour autant préjuger de leur hiérarchie phylétique - sont au nombre de 8 : *Leucostomatina* et *Cinochirina* formant la tribu *Leucostomatini*, *Cylindromyiina* et *Phanina* réunis dans la tribu *Cylindromyiini*, *Allophorina* et *Helomyiina nov.* représentant la tribu *Allophorini*, *Ectophasiina* et *Gymnosomatina* réunis dans une tribu *Ectophasiini*.

Les sous-tribus *incertae sedis* sont celles des *Hermyna*, *Trichopodina*, *Cylindrophasiina nov.* et *Acaulonina nov.*, ces deux dernières issues du démembrement nécessaire de la trop vaste tribu *Trichopodini* de TOWNSEND.

Les taxa purement nominaux, tous exotiques, exigeraient une étude très approfondie; tous ceux cités n'appartiennent peut-être pas aux *Phasiinae*.

On trouvera, dans la mesure du possible, pour chaque sous-tribu, les informations suivantes : nom, synonymie, genre-type, contenu générique, caractères imaginaires communs aux deux sexes, caractères abdominaux et génitaux femelles, mode de ponte, morphologie de l'œuf et des trois stades larvaires, hôtes les plus significatifs.

CHAPITRE IV

LES ESPÈCES OUEST-PALÉARCTIQUES ET LEURS HÔTES

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| INTRODUCTION | 94 |
| A - INVENTAIRE DES ESPÈCES ET DE LEURS HÔTES | 96 |
| 1 - Tribu <i>Leucostomafini</i> | 96 |
| 2 - Tribu <i>Cylindromyini</i> | 99 |
| 3 - Tribu <i>Allophorini</i> | 105 |
| 4 - Tribu <i>Ectophasiini</i> | 108 |
| 5 - <i>Incertae sedis</i> | 118 |
| B - LES HÉTÉROPTÈRES PALÉARCTIQUES ET LEURS <i>Phasiinae</i> PARASITES. | 119 |
| 1 - Hôtes n'appartenant pas aux <i>Pentatomoidea</i> | 119 |
| 2 - Hôtes de la superfamille <i>Pentatomoidea</i> | 122 |
| C - CLÉS POUR LA DÉTERMINATION DES ESPÈCES CRITIQUES | 125 |
| 1 - <i>Dionaea</i> et affines. | 125 |
| 2 - <i>Leucostoma</i> | 126 |
| 3 - <i>Cylindromyia</i> et affines. | 127 |
| 4 - <i>Weberia</i> | 129 |
| 5 - <i>Clytiomyia s. l.</i> | 130 |
| RÉSUMÉ. | 131 |

INTRODUCTION

L'inventaire des espèces de *Phasiinae* et la liste de leurs hôtes constituent le fondement de toute connaissance biologique de ces mouches. Ces informations ont été plus difficiles à réunir — même concernant les seules espèces paléarctiques — que toutes celles des autres chapitres.

La plus grande intransigeance s'impose, en effet, au biologiste, aussi bien dans la délimitation des espèces et leur attribution à tel ou tel genre, que dans l'établissement des listes d'hôtes qui serviront à apprécier la spécificité parasitaire des espèces.

Or, chez les *Phasiinae*, la grande « espèce » traditionnelle, de détermination « aisée », ne correspond à aucune réalité biologique. J'en atteste le cas de « *Gymnosoma rotundata* », complexe de plusieurs espèces différentes par leurs œufs, leurs genitalia, leurs hôtes et leurs comportements de ponte.

De même, le grand genre traditionnel constitue une source d'erreurs. C'est ainsi que *Clytiophasia dalmatica*, parasite important et largement répandu des *Eurygaster* et autres, est demeuré méconnu aussi longtemps qu'on l'a placé dans les genres « *Xysta* », « *Clytiomyia* » ou « *Phasia* ».

Il est donc indispensable de savoir reconnaître les espèces et de les placer dans les genres convenables.

Mais, en raison, notamment, de la grande variabilité des Tachinaires, il règne encore, en ces domaines, bien des obscurités. En ce qui concerne la faune d'Europe, les auteurs ont multiplié les espèces sur des bases insignifiantes (ROBINEAU-DESVOIDY et, à un moindre degré, MEIGEN et RONDANI), ou, au contraire, en ont abusivement réduit le nombre, dans un souci *a priori* de simplification (GIRSCHNER, BEZZI, VILLENEUVE).

De plus, l'on ne dispose, à l'heure actuelle, que d'un catalogue très insuffisant (BEZZI 1907 a) (1) et d'ouvrages de détermination trop anciens (SCHINER 1862, RONDANI 1856-1868, PANDELLÉ 1894) ou trop incomplets (STEIN 1924, BELANOVSKY 1951).

En fait, je me suis trouvé, au début de mes recherches sur les 66 espèces paléarctiques considérées, en présence d'une taxinomie difficilement utilisable. Il m'a fallu décrire 4 espèces et 2 genres nouveaux, redécrire 7 espèces injustement tombées dans l'oubli et faire connaître l'un des sexes ou l'appariement exact des sexes de 5 autres. J'ai dû, en outre, établir quelques synonymies nouvelles, séparer 2 *Leucostoma*, 2 *Ecatocypteroptops*, 2 *Ectlophasia* et 7 *Gymnosoma* confondues entre elles et rectifier 14 attributions génériques. J'ai récolté 13 espèces nouvelles pour la faune de la France.

L'on trouvera, dans l'inventaire de la Sect. A, les commentaires concernant ces acquisitions. Dans le cas des espèces dont l'identification est la plus délicate, il m'a paru utile de traduire ces données par les clés de détermination qui figurent dans la Sect. C.

Quant aux hôtes, je me suis soucié de vérifier, dans la mesure du possible, les données de la bibliographie et de les enrichir par des observations nouvelles.

J'ai éliminé des listes hôte/parasite des Sect. A et B, toutes les déterminations de parasites purement hypothétiques (par exemple celles de REICHERT 1896 : 114) ou insuffisantes du fait de la confusion de plusieurs espèces sous un nom collectif. J'ai rectifié, toutes les fois que du matériel ou des faits patents me l'ont permis, les déterminations erronées (en ce sens, mes listes d'hôtes actuelles annulent toutes mes listes antérieures). J'ai écarté, de plus, toutes les citations de seconde main qui n'apportent aucune observation nouvelle. En cas de doute persistant, j'ai clairement indiqué les raisons objectives de souhaiter un supplément d'informations.

(1) HERTING (1960 : 6) porte sur cet ouvrage la juste appréciation suivante : « Wir wissen heute, dass in diesem Katalog noch manche europäische Arten fehlen oder mit anderen vermengt worden sind, dass umgekehrt manche der von BEZZI angeführten Spezies sich als identisch mit einer anderen, in seinem System oft weit entfernt eingeordneten Art herausgestellt haben, dass viele der angegebenen Synonyme falsch sind, und dass nicht zuletzt die natürliche Verwandtschaft der Arten und Genera sehr oft völlig verkannt worden ist ».

Grâce à l'enquête que j'ai poursuivie, j'ai pu ajouter aux données des auteurs de nombreuses informations nouvelles : résultats d'élevages effectués par mes soins, identification de matériaux d'élevages obtenus par différents collègues, déterminations de larves et d'œufs de *Phasiinae* trouvés à la dissection des hôtes.

A — INVENTAIRE DES ESPÈCES ET DE LEURS HÔTES

L'on trouvera ci-après, pour chacune des espèces citées,

1° *du point de vue taxinomique* : la référence à la description originelle, suivie, selon les cas, d'un simple renvoi aux auteurs dont les travaux permettent une exacte détermination de l'espèce, ou bien des commentaires nécessaires;

2° *quant aux hôtes* (s'il en est de connus) : la liste révisée de ceux réellement observés dans la nature. Les hôtes utilisés pour des expériences de ponte des imagos ou de développement des larves ne sont cités que dans les Chap. VII et XII.

Le signe *, précédant le nom de l'hôte, indique les couples hôte/parasite nouveaux. J'ai mentionné le mot « élevage » toutes les fois que l'*imago* du *Phasiinae* a été obtenu de l'hôte mentionné; dans les autres cas, l'identification du parasite résulte de l'examen de ses œufs ou de ses larves. J'ai alors précisé le stade le plus vieux auquel aient atteint les larves observées, mais il est très vraisemblable que, dans la plupart des cas, un matériel plus abondant m'eût permis de récolter des larves plus âgées.

Tous les élevages ou cas inédits personnels cités dans cette section et dans la suivante, et dont je ne précise pas la provenance, sont de *France*.

Les noms des *auteurs* des espèces de *Phasiinae* sont donnés ici une fois pour toutes et, sauf exception, je ne les mentionnerai plus dans les chapitres suivants.

1. — TRIBU *LEUCOSTOMATINI*

a — Sous-tribu *Leucostomatina*

1) *Bruellia ocypterina* (Schiner 1862 : 417-418).

Cette espèce, dans ses deux sexes, est conforme à la description de STEIN 1924 : 247.

2) *Clairvillia biguttata* (Meigen 1824 : 320) — Cf. STEIN 1924 : 247.

HÔTE :

Coriomeris denticulatus (Scopoli) (*Arenocoridae*) (Élevage de MICHALK 1940 : 166).

7) *Dionaea pauciseta* (Rondani 1861 b : 89) - Cf. STEIN 1924 : 246, BELANOVSKY 1951 : 188.

8) *Leucostoma meridiana* (Rondani 1868 a : 44) (= *pubens* Paudellé 1894 : 185) - Cf. DUPUIS Contr. XXI : 71-72 et C ci-après.

Aux quelques localités que j'ai recensées pour cette espèce (*l. c.*), on ajoutera Lardy (Seine-et-Oise) (3 ♂ et 1 ♀, récoltes personnelles, 14. VII.1960) et Mattersburg (Autriche, Burgenland, 1 ex., 9. VIII. 1958, HERTING *in litt.*)

HÔTES :

Myrmus miriformis (Fallén) (*Rhopalidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XXI : 71 et 1 cas inédit).

**Stictopleurus punctatonevrosus* (Goeze) (*Rhopalidae*) (1 élevage inédit).

9) *Leucostoma simplex* (Fallén 1820 a : 8) - Cf. C ci-après.

HÔTES :

Nabis myrmecoides (Costa) (*Nabidae*) (Élevage de HORVÁTH 1885 : 238-239 et XXIX-XXX).

10) *Leucostoma analis* (Meigen 1824 : 290) s. str. - Cf. DUPUIS Contr. XV : 76 et C ci-après.

HÔTES :

Liorhyssus hyalinus (F.) (*Rhopalidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XV : 70).

Rhopalus subrufus (Gmelin) (*Rhopalidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XV : 70).

Enoplops scapha (F.) (*Coreidae*) (Détermination de larves, DUPUIS, Contr. XV : 70).

Haploprocta sulcicornis (F.) (*Coreidae*) (Détermination de larves, DUPUIS, Contr. XV : 70).

11) *Leucostoma* sp. 4 - Cf. C ci-après. (1)

b - Sous-tribu *Cinochirina*

12) *Cinochira atra* Wahlberg *in* Zetterstedt 1845 : 1359.

Les meilleures descriptions sont celles de BONDORFF (1866 : 160, omise dans le catalogue de BEZZI), STEIN (1924 : 245) et LUNDBECK (1927 : 264), que complètent les fig. 242-249 de RUBTZOVA (1951).

HÔTE :

Eremocoris plebejus (Fallén) (*Lygaeidae*) (Élevage de MICHALK 1938 a : 259).

(1) J'ai déjà indiqué (Contr. XV : 68, n. 9) que les larves de *Leucostoma* parasites des grands *Lygaeidae* diffèrent de celles de *L. analis*. Les imagos de « *L. analis* » élevés par ORTEN (1943 : 137) des *Spilostethus pandarus* de Lybie pourraient appartenir à une 5^{ème} espèce, vraisemblablement nouvelle, dont J. KUOLEN vient de me communiquer des échantillons obtenus de cet hôte en Israël. Par ailleurs, l'algophagie des diverses espèces de *Leucostoma* n'étant nullement évidente, mes larves de *Leucostoma* des *Lygaeus equestris* et *Tropidothorax leucopterus* de France doivent demeurer indéterminées jusqu'à la réalisation des élevages *ad hoc*.

2. — TRIBU *CYLINDROMYIINI*a — Sous-tribu *Cylindromyina*

- 13)
- Lophosia fasciata*
- Meigen 1824 : 216 — Cf. STEIN 1924 : 173.

HÔTE :

Aelia acuminata (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de TISCHLER 1938 : 351).

- 14)
- Exogaster rufifrons*
- (Loew 1844 : 232) — Cf. STEIN 1924 : 177 (1).

- 15)
- Exogaster rubida*
- (Loew 1854 : 19) — Cf. STEIN 1924 : 177.

- 16)
- Ocypterula pusilla*
- (Meigen 1824 : 214) — Cf. STEIN 1924 : 173.

HÔTE :

Seiocoris cursitans (F.) (*Pentatomidae*) (Élevage de OTTEN 1940 : 326).

- 17)
- Neocyptera interrupta*
- (Meigen 1824 : 213) nov. comb. — Cf. STEIN 1924 : 176 (
- Ocyptera*
-).

L'inclusion, suggérée par TOWNSEND (Man. VII : 137-138), de cette espèce et de la suivante dans le genre *Neocyptera* Town. se justifie tout à fait par la singularité des plagues d'éperons courts des angles inféro-postérieurs du tergite II des ♀♀.

- 18)
- Neocyptera auriceps*
- (Meigen 1838 : 215) nov. comb. — Cf. STEIN 1924 : 174 (
- Ocyptera*
-).

HÔTES :

Aelia acuminata (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de TISCHLER 1938 : 351, 1939 a : 279, de S. NOWAKOWSKI in MONRO-DRABEN 1961 a : 646).

Dolycoris baecarum (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de OTTEN 1940 : 327).

Eurydema oleracea (L.) (*Pentatomidae*) (Détermination des larves, cf. Contr. III : 217 et observation du comportement de ponte de la ♀, cf. Chap. VII, Sect. B).

- 19)
- Chaetocyptera bicolor*
- (Olivier 1811 : 421, 423) Enderlein — Cf. STEIN 1924 : 174 (
- Ocyptera*
-), ENDERLEIN 1936 : 242.

Cette espèce présente, à la fois, une armature de macrochètes scutellaires complète et des macrochètes abdominales discales; ces particularités justifient la création du genre *Chaetocyptera* par ENDERLEIN *l. c.*

HÔTE :

Rhaphigaster nebulosa (Poda) (*Pentatomidae*) (Élevage de DUFOUR 1827 : 250).

(1) VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 53) signalent l'élevage de « *Exogaster carinata* Lw » à partir d'*Odontotarsus* spp. Cette observation est fort intéressante car l'on ignorait tout des hôtes des *Exogaster*; malheureusement, l'on ne sait rien du parasite en dehors de sa description par LOEW (1845 : 176) et de son inclusion dans le genre *Exogaster* par BEZZI (1907 a : 432).

20) *Ecatocypterops intermedia* (Meigen 1824 : 212 *sensu* Baranoff) **nov. comb.** - Cf. BARANOFF 1926 a, pl. IV, fig. 10 ; 1926 b, fig. 10 ; 1929 : 20-21 (*Ocyptera*).

Cette espèce appartient à mon « complexe de *Cylindromyia excisa* Loew » (Contr. XIX : 9) ; le thorax présente 3 soies acrostichales antésuturales ; chez la ♀, les dents de l'urite VIII sont longues, étroites, digitiformes, l'urite est peu « ouvert » ; je possède un exemplaire de la Bessée (Hautes-Alpes) (A. BAYARD *leg.*, 16. VIII. 1949) - La description du ♂ par BARANOFF (*l. c.*) et JACENTKOVSKY (1936 c : 119) ne me semble pas satisfaisante.

Cette espèce et la suivante s'éloignent très sensiblement du genre *Cylindromyia* Meigen *s. str.* Les deux sexes n'ont que deux paires de soies scutellaires, les ♀♀ ne présentent qu'une seule macrochète médio-externe aux fémurs moyens (les *Cylindromyia* vrais en possèdent deux) ; elles sont, en outre, dépourvues de la macrochète médio-interne des fémurs postérieurs. Il me semble opportun de traduire ces faits par une attribution générique particulière et j'applique ici, pour la première fois, à ces deux espèces, le nom de genre *Ecatocypterops* Town., utilisé pour des espèces américaines, manifestement congénères, notamment *E. californica* (Bigot 1878 : 42) (= *intermedia* Aldrich 1926 : 12, *nec* Meigen ; cf. TOWNSEND, 1936 a : 488).

HÔTE :

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de KAMENKOVA 1956 : 330 ; vu sa difficulté, la détermination du parasite appelée en principe quelques réserves).

21) *Ecatocypterops cylindrica* (Baranoff 1929 : 20-21) **nov. comb.** - Cf. BARANOFF *l. c.* (*Ocyptera*).

Cette seconde espèce de mon « complexe d'*excisa* » présente une seule soie acrostichale antésuturale ; chez la ♀, les dents de l'urite VIII sont courtes, triangulaires, lamellaires ; je possède 2 ♀♀, de St-Didier au Mont d'Or (Rhône) (E. ROMAN *leg.*, 23. VII. 1942) et de Braye-sous-Faye (Indre-et-Loire, 7. IX. 1960). La description du ♂ par BARANOFF (*l. c.*) et JACENTKOVSKY (*l. c.*) mériterait un nouvel examen.

22) *Cylindromyia robusta* (Loew 1874 : 418) **nov. comb.** - Cf. LOEW *l. c.* (*Ocyptera*).

La description originelle concerne un ♂ de Shahrud (Iran, au SE d'Astrabad) et l'espèce n'avait jamais été revue depuis 1874. J'ai examiné 9 ♂♂ et 2 ♀♀, récoltés dans la vallée de la Strouma (Macédoine grecque) par SHANNON & HADJINICALAOU (VI et VIII. 1935) et faisant partie du matériel indéterminé du Musée National de Washington que m'a communiqué C. W. SABROSKY.

Il y a donc lieu de suspecter, pour cette espèce, une distribution au moins pontique, sinon méditerranéenne.

Les exemplaires que j'ai déterminés m'autorisent à confirmer la validité de l'espèce de LOEW, dont la brève diagnose s'applique convenablement aux deux sexes. La chétotaxie de *C. robusta* est typiquement celle d'une *Cylindromyia s. str.* : trois paires de macrochètes scutellaires, pas de macrochètes abdominales discales ; chez la ♀ : deux robustes parafrontales procièves, deux médio-externes aux fémurs moyens, une médio-interne aux fémurs postérieurs.

Les principaux caractères spécifiques communs aux deux sexes sont les suivants :

Grande taille (16 mm), c'est-à-dire plus élevée que celle de *Chaetocyptera bicolor* ! Abdomen bicolore, rouge, à base et apex noirs. Vibrisses angulaires très courtes, quoique robustes, non croisées, surmontées de quelques micro-vibrisses. Antennes d'une longueur caractéristique, dépassant vers la base le rebord buccal; article II de couleur claire; article III trois fois plus long que l'article II. Macrochètes sternopleurales très robustes et souvent au nombre de trois. Ailes à nervures, toutes largement rembrunies; la zone costale d'un brun très foncé; petite nervure transverse située très en retrait de l'apex de la première nervure longitudinale; transverse antérieure bisinuée, insérée à angle aigu sur la quatrième longitudinale; transverse postérieure bisinuée. Segment basal de l'abdomen régulièrement et massivement cylindrique avec, de chaque côté, au moins quatre macrochètes latéro-basilaires. Face ventrale du préabdomen n'offrant que de médiocres soies couchées et un bouquet de quelques macrochètes serrées, appliquées à l'apex de l'urite III.

Les caractères des ♂♂ sont les suivants : tibias postérieurs non vilieux - ongles très robustes, fortement recourbés vers leur tiers apical (chez *C. brassicaria* ♂, ils sont très fins, droits et recourbés seulement vers leur quart apical) - forceps supérieurs très longs et très larges, unis de manière extrêmement caractéristique en un lobe plat, lancéolé, pileux à la base, soyeux à l'apex, creusé sur presque toute sa longueur d'un profond canalicule médian - forceps inférieurs robustes, plus larges à l'apex qu'à la base, de profil claviforme courbé, ne présentant aucune dent.

L'urite VIII des femelles, largement ouvert à l'arrière, se termine par deux robustes dents digitiformes (i. e. de section circulaire) longues, à bout arrondi, et bien séparées du corps de l'urite.

23) *Cylindromyia brevicornis* (Loew 1844 : 237) - Cf. DUPUIS, Contr. XIX : 17.

HÔTE :

**Dolycoris baccarum* (L.) (*Pentatomidae*) (1 élevage personnel inédit).

24) *Cylindromyia alpestris* (Rondani 1861 a : 274) - Cf. DUPUIS, Contr. XIX : 17.

Cette espèce était inconnue de la faune française (cf. DUPUIS l. c., p. 13, n. 10).

25) *Cylindromyia pilipes* (Loew 1844 : 233) - Cf. DUPUIS, Contr. XIX : 17.

La ♀ de cette espèce a longtemps été confondue avec celle de *C. brassicaria*.

HÔTES :

Piezodorus lituratus (F.) (*Pentatomidae*) (Élevage de MICHALK 1935 : 132).

Holcostethus vernalis (Wolff) (*Pentatomidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XIX : 12).

26) *Cylindromyia brassicaria* (Fabricius 1775 : 778 !) - Cf. DUPUIS, Contr. XIX : 17.

HÔTES :

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de NIELSEN 1909 : 77, 1918 : 257 - de MICHALK 1935 : 131 - de KAMENKOVA 1956 : 330 - de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53 - Déterminations de larves de DUPUIS, Contr. 11 : 204, IV : 418, VII : 215 et 3 élevages inédits).

Dolycoris penicillatus Horváth (Élevage de PLOTNIKOV 1926 : 253 [et Erratum]).

**Dolycoris numidicus* Horváth (2 élevages personnels inédits - Détermination de 1 ♂ 1 ♀ élevés de l'hôte au Maroc par M. L. JOURDAN).

HÔTES A CONFIRMER :

Eurygaster austriaca (Schränk) (*Scutelleridae*) (Détermination personnelle d'une ♀ élevée de cet hôte [??] au Maroc par J. VOEGELÉ).

Eurygaster integriceps Puton (?? Élevage de FEDOTOV 1947 : 50).

Graphosoma italicum (Müller) (*Graphosomatidae*) (?? Élevage de KAMENKOVA 1956 : 330).

Aelia rostrata Boheman (*Pentatomidae*) (?? Élevage de KAMENKOVA 1956 : 330).

KAMENKOVA (*l. c.*), SCHUMAKOV (1958 : 313) et VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 55) n'ont jamais pu vérifier que *C. brassicaria* parasite *E. integriceps*. Je n'ai jamais trouvé sa larve chez les centaines d'*Eurygaster* (*hollentola*, *austriaca*, *maura*, *lestudinaria*), de *Graphosoma* et d'*Aelia* (*rostrata*, *Germari*, *cognata*) de toutes provenances que j'ai disséqués. Je suspecte donc que les *C. brassicaria* mentionnées de ces hôtes, ou sont très rares chez eux, ou n'ont pas été exactement déterminées, ou encore ont été obtenues d'hôtes en mélange, comme c'est le cas dans un élevage mentionné par SKOUY (1935 : 119-120).

N. B. J'ai précédemment signalé (Contr. III : 206) *C. brassicaria* comme parasite de *Palomena prasina* (L.) et HERTING (1960 : 145) a souligné le caractère isolé de ce record. Quoique l'observation soit demeurée unique, un réexamen de la larve parasite me permet d'affirmer qu'il s'agit bien d'une *Cylindromyia brassicaria* ou affine.

La prétendue *C. brassicaria* (parasite d'*Holcostethus*) de ma Contr. III (p. 205) est une *Cylindromyia pilipes* (Cf. Contr. XIX : 12). En est-il de même de la *Cylindromyia* élevée de cet hôte par VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 53) ?

Les données de THOMPSON (1939 : 351) sont empruntées - et mal empruntées - aux auteurs et ne concernent pas cette espèce.

27) ***Plesiocyptera rufipes*** (Meigen 1824 : 215) **nov. comb.** - Cf. STEIN 1924 : 176 (*Ocyptera*).

Cette espèce diffère des *Cylindromyia s. str.* par son habitus, sa coloration, la faiblesse de ses macrochètes et sa nervure transverse postérieure rectiligne. La ♀ présente 3-4 faibles macrochètes parafrontales proclives (les *Cylindromyia* n'en ont que deux, mais très robustes). Tout ceci la rapproche des espèces orientales du genre *Plesiocyptera* B. B. (= *Ecalocyptera* Town.), d'où la nouvelle attribution générique proposée.

HÔTE :

Stollia inconspicua (H. S.) (*Pentatomidae*) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

b - Sous-tribu **Phasiina**

28) ***Weberia pseudofunesta*** Villeueuve 1931 : 70 (= *curvicauda* Meigen 1824 : 221 et auct., *nec* Fallén; = *funesta* Stein 1924 : 243, *nec* Meigen 1824 : 346) - Cf. STEIN 1924 : 243, BELANOVSKY 1951 : 172, VAN EMDEN 1954 : 24, MONKO 1959 : 170.

29) *Weberia aureovittata* Belanovsky 1951 : 170 – Cf. description originelle et MONKO 1959 : 170.

Cette espèce, la plus grande du genre, décrite d'Ukraine et retrouvée en Pologne, existe aussi en France (1 ♀, Richelieu, 17. VI. 1962!).

30) *Weberia thoracica* (Meigen 1824 : 220) *nec* Pandellé 1894 : 72 – Cf. VILLENEUVE 1907 : 38, STEIN 1924 : 243, LUNDBECK 1927 : 117, BELANOVSKY 1951 : 172-173, VAN EMDEN 1954 : 24.

31) *Weberia incrassata* Pandellé 1894 : 70 – Cf. description originelle et VILLENEUVE 1907 : 38, STEIN 1924 : 243, BELANOVSKY 1951 : 173.

HÔTE :

**Sehirus bicolor* (L.) (*Cydnidae*) (1 élevage personnel inédit).

32) *Weberia curvicauda* (Fallén 1820 b : 17) Zetterstedt 1844 : 1217 (= *Zetterstedti* Villeneuve 1907 : 14, 38), *nec curvicauda* Meigen et auct. – Cf. STEIN 1924 : 242, LUNDBECK 1927 : 115, VAN EMDEN 1954 : 24, MONKO 1959 : 170.

INDICATIONS D'HÔTES ERRONÉES – Ce sont celles déjà dénoncées au Chap. II Sect. B.

33) *Besseria* (*s. str.*) *melanura* (Meigen 1824 : 286) (= *lateralis* Fallén 1820 a : 6, *nec* F.) – Cf. PANDELLÉ 1894 : 69, STEIN 1924 : 244, LUNDBECK 1927 : 112, BELANOVSKY 1951 : 167.

A l'exemple de LUNDBECK et de BELANOVSKY (*l. c.*), je restreins le genre *Besseria* R. D. à son type qui, seul, présente les caractères suivants : scutellum arrondi avec cinq à sept macrochètes marginales parallèles indifférenciées de chaque côté, pas du tout de macrochètes abdominales ni d'acrostichales, pas de dorso-centrales antésuturales.

34) *Wahlbergia bicolor* (Perris 1852 : 209-210) – Cf. PANDELLÉ 1894 : 69, STEIN 1924 : 244 (*Besseria*).

HÔTE :

Menaccarus arenicola (Scholtz) (*Pentatomidae*) (Élevage de MONKO 1957 : 355, 361).

35) *Wahlbergia dimidiata* Zetterstedt 1844 : 1225, *obs.* (= *appendiculata* Perris 1852 : 210), *nec dimidiata* Zetterstedt 1859 : 6159 – Cf. PANDELLÉ 1894 : 68, STEIN 1924 : 244 (*Besseria*), LUNDBECK 1927 : 114, BELANOVSKY 1951 : 168 (*Wahlbergia*).

La désignation du type de *Wahlbergia* par COQUILLET (1910 : 619) me paraît inacceptable, car elle se fonde sur l'opinion erronée que ce genre ne fut créé qu'avec une seule espèce. Entre les deux espèces originellement incluses par ZETTERSTEDT, LUNDBECK (*l. c.*) a choisi pour type *dimidiata* Zett.

Ceci permet, sans création de nom nouveau, de disposer d'un genre différent de *Besseria* pour les deux espèces *W. bicolor* et *W. dimidiata* qui

s'écartent notablement de *B. melanura*, notamment, par leurs trois paires de macrochètes scutellaires bien différenciées, quelques petites macrochètes abdominales et leurs acrostichales et dorso-centrales anté- et post-suturales.

36) *Phaniosoma lateritium* (Meigen 1824 : 220) - Cf. PANDELLÉ 1894 : 67 (*Besseria*), STEIN 1924 : 244, BELANOVSKY 1951 : 163.

HÔTE :

Psacasta exanthematica (Scopoli) (*Scutelleridae*) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

37) *Apostrophus anthophilus* Loew 1871 : 310 - Cf. description originelle, STEIN 1924 : 244 et MONKO-DRABER 1961 a, fig. 11-14 (*Besseria*).

Cette espèce paraît très rare; je rapporte ici sa première capture de France continentale : le Lautaret (Hautes-Alpes) (1 ♀, A. DULAC leg., 2.VIII.1926).

La nécessité de fait d'un genre particulier pour l'espèce *anthophilus* a été reconnue par TOWNSEND (Man. VII : 90) *contra* STEIN (l. c.) et apparaît d'autant plus évidente que ce genre compte certainement plusieurs espèces (cf. Chap. V). J'ai établi récemment (Contr. XXI) la parfaite validité formelle du nom d'*Apostrophus* appliqué à ce genre.

38) *Phania vittata* Meigen 1824 : 219 - Cf. STEIN 1924 : 245, BELANOVSKY 1951 : 162.

Quoique le type de *Phania* Meigen, désigné par WESTWOOD (1840 : 140), ne soit pas cette espèce, je ne puis utiliser *Euphania* Town. deux fois pré-employé. Je conserve donc à *Phania* son acception schinerienne.

HÔTES :

Arma custos (F.) (*Pentatomidae*) (Élevages de MICHALK 1933 : 129, 1938 a : 258 - 1 élevage personnel avec détermination de l'imago, parfaitement formé quoique non sorti du puparium ! C'est le cas P 00 rapporté, sans détermination, dans ma Contr. I : 305-306 - Déterminations inédites de larves, dont celle du cas P 52 de ma Contr. VII : 221).

**Troilus luridus* (F.) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit, détermination de la larve I).

39) *Evibrissa obscuripennis* (Meigen 1824 : 219) - Cf. STEIN 1924 : 244, BELANOVSKY 1951 : 165.

HÔTES PROBABLES :

**Arma custos* (F.) (*Pentatomidae*) (L'observation que rapporte Mme MONKO [1957 : 363] n'implique pas formellement qu'*E. obscuripennis* infeste *A. custos* (cf. Chap. XII, Sect. B); cecl est néanmoins probable, car j'ai observé, chez cet hôte, une larve I de « *Phoniina* sp.2 » à armature bucco-pharyngienne plus grande que chez la larve I de *Ph. vittata* et qui, par élimination, semble bien celle d'*E. obscuripennis*).

**Troilus luridus* (F.) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit, larve I identique à celle considérée el-dessus comme celle d'*E. obscuripennis*).

3. — TRIBU ALLOPHORINI

a — Sous-tribu Allophorina

40) *Hyalomyia pusilla* (Meigen 1824 : 198) — Cf. GIRSCHNER 1887 : 412 (*Parallophora*).

HÔTES :

Chitlaci typhac (Perris) (*Lygaeidae*) (Élevage de Al. REICHERT rapporté par HESSE 1927 : 29 et par MICHALK 1935 : 133).

Aethus nigrinus (F.) (*Cydnidae*) (Élevages de MICHALK 1938 b : 47, 1940 : 163 — de OTTEN 1940 : 324).

Stollia inconspicua (H. S.) (*Pentatomidae*) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

Stollia aenea (Scopoli) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

Nysius lineatus (Costa) (*Lygaeidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. VII : 223, VIII : 506).

* *Nysius jacobaca* (Schilling) (1 cas inédit; st. III).

* *Nysius cymoides* (Spinola) (4 cas inédits du Maroc; puparium).

* *Kleidocerus ericac* (Horváth) (*Lygaeidae*) (2 cas inédits; st. II).

* *Cymus glandicolor* (Hahn) (*Lygaeidae*) (1 cas inédit; st. III).

* *Lycocoris campestris* (F.) (*Anthocoridae*) (1 cas inédit; st. II).

* *Anthocoris sarothami* Douglas & Scott (*Anthocoridae*) (1 cas inédit d'Angleterre, N. H. ANDERSON leg.; st. II).

* *Anthocoris nemoralis* (F.) (1 cas inédit d'Angleterre, N. H. ANDERSON leg.; st. II).

41) *Hyalomyia barbifrons* (Girschner 1887 : 410) — Cf. description originelle et DUPUIS, Contr. XVIII, XXI : 74.

Aux localités de cette espèce (que j'ai signalée comme nouvelle de la faune française) on ajoutera Lardy et forêt de Sénart (S.-et-O.), Silly-la-Poterie (Aisne) et forêt de Fontainebleau (S.-et-M.) (diverses captures personnelles) ainsi que Grafenschachen (Autriche, Burgenland, 1 ex., 4.VIII.1959, HERTING in litt.).

42) *Hyalomyia Pandelléi* Dupuis 1957, Contr. XXI : 73.

Cette espèce n'est connue que des quelques localités françaises d'où je l'ai signalée; je n'ai pas encore su reconnaître le ♂.

43) *Allophorella obesa* (Fabricius 1798 : 561) — Cf. GIRSCHNER 1887 : 402 (*Hyalomyia*).

Cette espèce est le type du genre *Allophorella* Town. qui compte, d'autre part, plusieurs espèces néarctiques.

HÔTES :

Zicrona caerulea (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. VIII : 505).

Leplopterna dotabrata (L.) (*Miridae*) (Élevage de SOUTHWOOD & LESTON 1959 : 313, détermination ici confirmée après examen du parasite !)

* *Lygus pratensis* (L.) (*Miridae*) (1 cas inédit; st. II).

* *Myrmus miriformis* (Fallén) (*Rhopalidae*) (1 cas inédit; st. II).

* *Beosus maritimus* (Scopoli) (= *luscus* F.) (*Lygaeidae*) (16 cas inédits; st. II).

44) *Allophorella aurulans* (Meigen 1824 : 197) nov. comb. - Cf. GIRSCHNER 1887 : 392 (*Hyalomyia*).

Cette espèce, dont j'ai examiné du matériel de la région de Léninegrad, est, pour la première fois ici, placée dans le genre *Allophorella* Town.

45) *Phasia subcoleoptrata* (Linné 1767 : 1006) Latr. - Cf. GIRSCHNER 1887 : 414 (*Phorantia*).

Cette espèce est le seul type valable du genre *Phasia* Latreille, ainsi que je l'ai montré in Contr. VI : 243.

HÔTES :

Eurygaster integriceps Puton (*Scutelleridae*) (Élevages de YAKHONTOV 1929 : 28 - de FEDOTOV 1944 : 134, 1947 : 50 - de RUBTZOV 1945 : 150, 1947 : 85 - de TCHERNOVA 1947 : 73 - de SCUMAKOV 1951 cité par KAMENKOVA 1956 : 327 - de LODOB 1952 : 23 - de KAMENKOVA 1956 : 327 - Élevages personnels inédits, à partir d'hôtes provenant du Liban - Déterminations d'un ♂ élevé de cet hôte par M. YUKSEL en Turquie [matériel U. S. Nat. Mus.] et de nombreux ♂♂ et ♀♀ élevés par G. REMAUDIÈRE en Syrie et en Iran).

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de KAMENKOVA 1956 : 328, de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

* *Dolycoris numidicus* (Horváth) (Élevages personnels inédits à partir d'hôtes provenant du Maroc).

* *Stagonomus amoenus* Brullé (*Pentatomidae*) (1 cas inédit du Maroc; puparium).

HÔTE NON ENCORE OBSERVÉ - RUBTZOV (1947 : 91) a attribué à PLOTNIKOV (1926) une observation de *Ph. subcoleoptrata* chez *Dolycoris penicillatus* Horváth. C'est une erreur que j'ai déjà signalée (Contr. X : 203) et que KAMENKOVA (1956 : 327) a également dénoncée.

46) *Brumptalophora aurigera* (Egger 1860 : 796) (= *bonapartea* Rondani 1861 c : 212) [1] - Cf. GIRSCHNER 1887 : 396 (*Hyalomyia*).

Cette espèce est le type de mon genre *Brumptalophora* de 1949 (Contr. VIII : 504, n. 2 et 544; XIII : 329), qui renferme probablement une seconde espèce : *Allophora albopunctata* Baranoff 1935 : 559, décrite du Japon.

HÔTES :

Palomena prasina (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de MICHALK 1938 a : 259, 1938 b : 57 - de DUPUIS, Contr. I : 302, III : 206).

Rhaphigaster nebulosa (Poda) (*Pentatomidae*) (DUPUIS, Contr. VII : 215, VIII : 504 et, depuis, nombreuses autres déterminations de larves).

Coreus marginatus (L.) (*Coreidae*) (Détermination de larves, DUPUIS, Contr. XIV : 332).

Gonocerus juniperi (H. S.) (*Coreidae*) (Détermination de larves, DUPUIS, Contr. XIV : 332).

* *Gonocerus aculeangulatus* (Goeze) (1 cas inédit; st. I).

47) *Allophora hemiptera* (Fabricius 1794 : 284) - Cf. GIRSCHNER 1887 : 384.

Cette espèce est le seul type valable du genre *Allophora* R. D., ainsi que je l'ai rappelé in Contr. VI : 244.

(1) Ce nom figure déjà (*in litteris* ?) dans COSTA 1858 (p. 11 et 23).

HÔTES :

Tropicoris rufipes (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XXIII : 1746).

Palomena prasinata (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage de DUPUIS, Contr. XXIII : 1746).

b - Sous-tribu Helomyiina

48) *Helomyia lateralis* (Meigen 1824 : 201) - Cf. VILLENEUVE 1903 : 194, STEIN 1924 : 258.

HÔTES :

Eurygaster integriceps Puton (*Scutelleridae*) (Élevages de VASSILIEV 1913 : 41 - de FEDOTOV 1944 : 134, 1947 : 50 - de RUBTZOV 1945 : 150, 1947 : 85 - de TCHERNOVA 1947 : 67 - de KAMENKOVA 1956 : 329 - Détermination d'un ♂ élevé de cet hôte par M. YUKSEL en Turquie [matériel U. S. Nat. Mus.]).

Eurygaster maura s. l. (*i. e. maura* L. s. str. ou *testudinaria* Geoffroy) (Élevage de ZNAMENSKY 1926 cité par TISCHLER 1938 : 351).

Dolycoris penicillatus Horváth (*Pentatomidae*) (Élevage de PLOTNIKOV 1926 : 253).

Carpocoris pudicus (Poda) (*Pentatomidae*) (Élevage de RUBTZOV 1945 : 150, 1947 : 98 et peut-être de YAKHONTOV 1929 : 28 - 10 cas personnels, dont 1 publié in Contr. VIII : 508; larve atteignant le st. III).

Aelia furcata Fieber (*Pentatomidae*) (Élevage de RUBTZOV 1945 : 150, 1947 : 98).

Aelia melanota Fieber (Élevage de RUBTZOV 1947 : 98).

Aelia acuminata (L.) (Élevage de RUBTZOV 1945 : 150, 1947 : 98 - 16 cas personnels dont 4 publiés in Contr. III : 223-224; larves atteignant le st. III).

* *Aelia cognata* Fieber (1 élevage inédit du Maroc, J. VOEGELÉ).

Trigonosoma sp. (*Graphosomatidae*) (Élevage de RUBTZOV 1947 : 98).

Graphosoma sp. (*Graphosomatidae*) (Élevage de RUBTZOV 1947 : 98).

Graphosoma italicum (Müller) (DUPUIS, Contr. VIII : 508 [quelques cas] et, depuis, au total, 109 cas; larves atteignant le st. III - Élevage de KAMENKOVA 1956 : 329).

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (DUPUIS, Contr. VIII : 508 [1 cas] et, depuis, 11 cas inédits dont 1 élevage - Élevage de KAMENKOVA 1956 : 329).

Dolycoris numidicus Horváth (Élevage de JOURDAN cité in DUPUIS, Contr. XIV : 333 - Depuis, 32 cas inédits dont 6 élevages).

Spilostethus pandurus (Scopoli) (*Lygaeidae*) (DUPUIS, Contr. XIV : 333, 5 cas du Maroc dont 1 élevage !).

Coreus marginatus (L.) (*Coreidae*) (DUPUIS Contr. III : 218 et, depuis, 1 second cas; élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

Piezodorus lituratus (F.) (*Pentatomidae*) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

Holcostethus vernalis (Wolff) (*Pentatomidae*) (Élevage de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53).

* *Eurydema ventralis* Kolonatl (*Pentatomidae*) (Élevage inédit de G. REAUDIÈRE, Afghanistan).

Chez les 10 hôtes suivants, j'ai déterminé le parasite d'après ses larves et œufs; je cite, après le nombre de cas observés, le stade atteint par les larves les plus âgées.

* *Eurygaster austriaca* (Schrank) (*Scutelleridae*) (6 cas inédits du Maroc; œufs).

- Eurydema ornata* (L.) Stichel (*Pentatomidae*) (DUPUIS Contr. XIV : 333, 6 cas du Maroc; œufs).
Eurydema oleracea (L.) (DUPUIS Contr. III : 218, VIII : 508; 3 cas, st. III)
 * *Atydus calcaratus* (L.) (*Atydidae*) (3 cas inédits; st. III).
 * *Aelia Germari* Küster (*Pentatomidae*) (3 cas inédits du Maroc; œufs).
Lygaeus equestris (L.) (*Lygaeidae*) (DUPUIS, Contr. XIV : 333; 1 cas, œuf).
 * *Metanocoryphus albomaculatus* (Goeze) (*Lygaeidae*) (1 cas inédit; larve I dans l'œuf).
 * *Eurygaster hottentota* (F.) (*Scutelleridae*) (1 cas inédit; œuf).
 * *Eurygaster maura* (L.) China (1 cas inédit; larve I dans l'œuf).
 * *Gonocerus aculeangulatus* (Goeze) (*Coreidae*) (1 cas inédit; st. I).

4. — TRIBU ECTOPHASIINI

a - Sous-tribu Ectophasiina

49) *Subclytia rotundiventris* (Fallén 1820 b : 23) - Cf. PANDELLÉ 1894 : 96, STEIN 1924 : 257.

HÔTES :

- Elasmucha grisea* (L.) (*Acanthosomatidae*) (Élevages de NIELSEN 1916 : 21, 1919 : 260 - de RICHARDS 1955 : 47 - Nombreuses observations personnelles, parasite déterminé d'après l'œuf).
 * *Étasmolesthus interstinctus* (L.) (= *dentatus* DG) (*Acanthosomatidae*) (7 cas inédits; larves atteignant le st. II).
 * *Cyphostethus tristriatus* (F.) (*Acanthosomatidae*) (1 cas inédit; larve atteignant le st. II).
 * *Piezodorus tituratus* (F.) (*Pentatomidae*) (2 cas inédits; larves atteignant le st. II).

50) *Chryseria helluo* (Fabricius 1805 : 295) **nov. comb.** - Cf. STEIN 1924 : 257 (*Clytiomyia*).

Le genre *Chryseria* Robineau-Desvoidy 1863 : 288 (type *gentilis* R. D. l. c. : 289, désigné par COQUILLET 1910 : 523 et synonyme de *helluo* F.) est parfaitement valable, *helluo* étant très distinct de *pellucens*. ROBINEAU avait séparé ce genre de *Clytiomyia* à l'aide des caractères mêmes qui nous servent aujourd'hui (transverse apicale rectiligne, macrochètes parafrontales des ♀♀). Il s'agit, au surplus, d'un genre d'importance historique, car c'est de sa *Chryseria gentilis* que ROBINEAU a écrit (l. c. : 290) : « Nous n'avons jamais pris que la femelle de cette espèce. Ce fut sa capture, en 1821, dans la vallée de Montmorency, qui nous inspira l'idée d'étudier les mouches. Si ce fatal insecte ne fût jamais tombé sous notre main, de combien de peines et d'études n'eussions-nous pas été exempt ! ».

HÔTES :

Eurygaster integriceps Puton (*Scutelleridae*) (Élevages de ZWÖLFER 1930 : 235, 1932 : 186 - de ALEXANDROV 1948 : 17 - de KAMENKOVA 1956 : 327 - de VIKTOROV 1960 - 2 élevages personnels inédits à partir d'hôtes provenant du Liban - Déterminations personnelles de très nombreux ♂♂ et ♀♀ élevés de l'hôte par G. A. VIKTOROV dans la région de Krasnodar et en Arménie, par M. YUKSEL en Turquie [matériel de l'U. S. Nat. Mus.], par G. REMAUDIÈRE en Syrie et au Liban).

Eurygaster austriaca (Schrank) (Élevages de JOURDAN 1935 a : 83, 1935 b : 117, 1936 : 203 - Élevages cités par SÉOUY 1935 : 119 - Plusieurs élevages personnels à partir d'hôtes du Maroc et déterminations de 3 ♂♂ et 3 ♀♀ élevés de l'hôte par M. L. JOURDAN et J. VOEGELÉ au Maroc).

* *Eurygaster testudinaria* (Geoffroy) (2 cas personnels P 92 et P 93, publiés sous d'autres noms dans ma Contr. VII : 212; larves atteignant le stade II).

* *Eurygaster hottentota* (F.) (1 élevage inédit du Maroc, J. VOEGELÉ).

Eurygaster maura s. l. (l. e. *maura* s. str. ou *testudinaria* Geoffroy) (Élevage de VIKTOROV 1960 à Krasnodar, vérification personnelle de l'identification - Déterminations personnelles de 3 imagos élevés de l'hôte par C. A. ISAAKIDES en Grèce et d'1 ♂ élevé par G. A. VIKTOROV en Arménie).

HÔTES DOUTEUX : KAMENKOVA (1956 : 326) et SCHUMAKOV (1958 : 319) rapportent l'élevage, dans la région de Krasnodar, de « *Clytiomyia helluo* » à partir de *Dolycoris baccarum* (L.), *Graphosoma italicum* (Müller) et *Carpocoris pudicus* (Poda). La détermination du *Phasiinae* est, dans ce cas, manifestement erronée. D'une part, VIKTOROV (1960 : 108) n'a pu, dans la même région, confirmer cet élevage et je n'ai jamais, quant à moi, trouvé l'œuf de cette mouche sur les centaines de *Dolycoris*, *Graphosoma* et *Carpocoris* de toutes provenances que j'ai examinés. D'autre part, *Clytiophasia dalmatica*, qui parasite les *Graphosoma* dans la région de Krasnodar comme à Richelleu (v. infra), a été confondue avec *Chr. helluo*, ainsi que VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 56) l'ont constaté en examinant le matériel de KAMENKOVA.

VIKTOROV (1960 : 111) signale un œuf de *Chr. helluo* sur *Coreus marginalis* (L.) (*Coreidae*); une confusion est possible avec des œufs d'autres *Eclophasini* que l'auteur n'a pas étudiés.

51) *Heliozeta pellucens* (Fallén 1820 b : 22) - Cf. STEIN 1924 : 257 (*Clytiomyia*).

HÔTES :

Shirius bicolor (L.) (*Cydnidae*) (Élevages de MICHALK 1933 : 128, 1940 : 163 - 1 élevage personnel inédit).

* *Shirius sexmaculatus* (Rambur) (1 cas inédit, parasite déterminé d'après l'œuf non éclos).

* *Cydnus aterrimus* (Förster) (*Cydnidae*) (Détermination personnelle de 3 ♂♂ et 2 ♀♀ élevés de l'hôte, en Azerbaïdjan, par G. A. VIKTOROV).

52) *Clytiomyia continua* (Panzer 1798, H. 60 : 9) - Cf. STEIN 1924 : 256, DUPUIS Contr. XXI : 75.

HÔTES :

Eurydema oleracea (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de KHLEBNIKOVA 1927 : 208, détermination du parasite ici confirmée après examen du matériel original - de MICHALK 1935 : 131, 1939 : 1273, 1940 : 166 - de MONKO 1957 : 355, 361 - de DUPUIS Contr. III : 207-208 et depuis, nouvelles observations - de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53, vérification personnelle de l'identification).

Eurydema ornata (L.) Stich. (Élevages de MICHALK 1935 : 131, 1939 : 1273 - de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53, vérification personnelle de l'identification - 7 cas inédits, parasites déterminés d'après l'œuf).

* *Eurydema ventralis* (Kolenati) (2 cas inédits, dont 1 élevage).

DONNÉES INSUFFISANTES OU ERRONÉES : SÉOUY (1935 : 119) rapporte l'élevage de cette espèce à partir de Pentatomides en mélange - Ma mention (Contr. VII : 218) de son parasitisme chez *Aelia acuminata* est due à une mauvaise détermination d'œufs de *Cystogaster globosa* et je regrette qu'elle ait pu embarrasser VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 56).

53) *Clytiophasia dalmatica* (Robineau-Desvoidy 1830 : 287) (= *sola* Rondani 1861 c : 215 [*Phasia*] = *latifrons* Strobl 1893a : 98 [*Clytia*]) - Cf. DUPUIS Contr. XI : 590 et XXI : 74.

HÔTES :

Rhinocoris erythropus (L.) (= *haemorrhoidalis* F.) (*Reduviidae*) (Élevage de JOURDAN cité in SÉGUY 1935 : 119).

Graphosoma italicum (Müll.) (*Graphosomatidae*) (Élevages de VIKTOROV 1960 : 109, n. 1 et de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53, vérification personnelle des identifications - Nombreuses déterminations d'œufs sur des hôtes de France.)

* *Graphosoma semipunctatum* (F.) (Nombreuses déterminations personnelles d'œufs sur des hôtes de France; larve atteignant le st. II).

* *Eurygaster hollentota* (F.) (*Scutelleridae*) (11 élevages personnels inédits à partir d'hôtes provenant du Maroc).

* *Trigonosoma trigonum* (Krimky) (*Graphosomatidae*) (Détermination personnelle de 3 ♀♀ élevées de l'hôte en Arménie par G. A. VIKTOROV).

* *Trigonosoma Fischeri* (H. S.) (Détermination personnelle de 3 ♀♀ élevées de l'hôte, en Arménie, par G. A. VIKTOROV).

* *Carpocoris pudicus* (Poda) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit, détermination du parasite d'après l'œuf non éclos).

* *Rhaphigaster nebulosa* (Poda) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit, détermination du parasite d'après l'œuf non éclos).

54) *Ectophasia rostrata* (Egger 1860 : 795) (= *crassipennis* auct., partim) - Cf. DUPUIS Contr. XX, n. 3.

Cette espèce, que j'ai séparée de *rubra* (1) en 1957, était confondue avec elle, sous le nom de *crassipennis* (F.), depuis GINSCHNER (1888). Cet auteur admettait que, les ♀♀ étant semblables, il ne pouvait y avoir qu'une espèce, malgré la diversité des ♂♂. En fait, les deux espèces, y compris les ♀♀, sont bien distinctes.

E. rostrata est caractérisée comme suit : - ♂♂ : front saillant, profil de la tête bosselé en avant des yeux, épistome saillant; proviennent d'œufs à chorion de même épaisseur aux deux pôles - ♀ : cerci courts, pièce pré-génitale large et robuste, simplement courbée vers l'avant.

La variation des ♂♂ (poeclandrie) d'*Ectophasia rostrata* est la suivante :

Les mâles *typiques* sont les plus grands (12-14 mm); ils ont de larges ailes, très ornementées de macules brunâtres, un abdomen plat, court et très large (6-7 mm, suborbiculaire), de couleur jaune, avec une bande noire longitudinale médiane à bords parallèles bien droits.

Les mâles *subtypiques* sont de taille plus petite (10-12 mm); ils ont les mêmes ailes ornementées, mais l'abdomen est plus oblong (largeur 4-5 mm) et sa bande noire s'étend plus ou moins irrégulièrement en largeur, jusqu'à envahir la totalité du disque abdominal qui est alors d'un noir extrêmement brillant.

(1) J'ai retenu les noms *rostrata* et *rubra*, indépendamment de toute priorité, parce qu'ils s'appliquent, sans ambiguïté, aux ♂♂ les plus nettement caractérisés des deux espèces. Il m'a paru parfaitement vain de me livrer à une interprétation laborieuse de diagnoses anelennes pour rechercher 2 noms de validité purement formelle parmi les 46 dénominations appliquées à tel sexe ou telle variété des deux espèces ou de l'une d'elles. Ces 46 noms proposés de 1789 (DE VILLERS) à 1888 (GINSCHNER) sont les 44 « synonymes » de « *Phasia crassipennis* » du catalogue Bezzi (1907 a : 572-575) et deux noms omis par cet auteur : *Thereva caerulea* Panzer 1804 : 126 et *Phasia variabilis* Leach 1815 : 421, partim.

- * *Piezodorus tituratus* (F.) (*Pentatomidae*) (2 cas; st. II).
- * *Acanthosoma haemorrhoidale* (L.) (*Acanthosomatidae*) (1 cas; œuf non éclos).
- * *Elasmucha grisea* (L.) (*Acanthosomatidae*) (1 cas; œuf non éclos).
- * *Lygaeus saxatilis* (Scopoli) (*Lygaeidae*) (1 cas; st. I).
- * *Tropidothorax leucopterus* (Goeze) (*Lygaeidae*) (1 cas; œuf non éclos).

55) *Ectophasia rubra* (Girschner 1888 : 231) (= *crassipennis* auct., partim) - Cf. DUPUIS Contr. XX, n. 3.

Cette espèce est caractérisée comme suit : - ♂♀ : front non saillant, profil de la tête régulièrement arqué, sans bosse en avant des yeux, épistome droit; proviennent d'œufs à chorion deux fois plus épais au pôle postérieur qu'au pôle de la crypte - ♀ : cerci longs, pièce pré-génitale étroite et plus faiblement courbée vers l'avant, brièvement recourbée une seconde fois vers l'arrière.

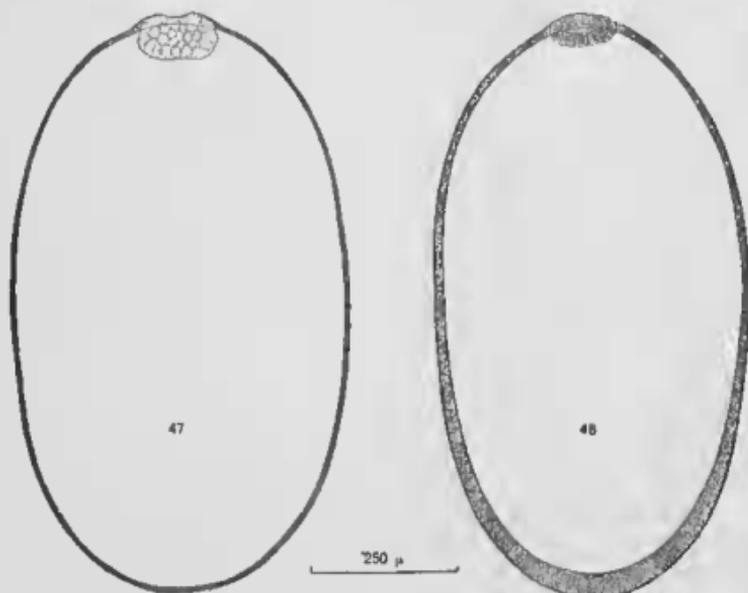


FIG. 47-48. — Œufs des espèces du genre *Ectophasia*. — Échelle commune : mêmes conventions que dans les fig. 9-10. — 47 : *Ectophasia rostrata*. — 48 : *Ectophasia rubra*.

La variation des ♂♂ (pocellandrie) d'*Ectophasia rubra* diffère de ce que l'on observe dans l'espèce précédente et se présente comme suit :

Les mâles *typiques* sont les plus grands (12-13 mm); ils ont de larges ailes, très ornementées comme dans l'espèce précédente, un abdomen plat, mais long et moyennement large (5 mm, non suborbiculaire) de couleur rouge, sans aucune trace de mélanisation.

Les mâles *subtypiques* sont à peine plus petits (10-11 mm); ils ont les mêmes ailes ornementées, un abdomen aussi large, sur lequel apparaît une bande médiane noire terne, sans contour bien défini et qui tend à s'étaler sur le disque qu'elle peut, quoique rarement, envahir totalement.

Les mâles *gynécomorphes* ont des ailes de femelles et une pollinosité argentée du disque de l'abdomen, mais ils sont de deux sortes :

Les ♂♂ *sub-gynécomorphes* ont les dimensions des ♂♂ subtypiques, leur abdomen plat et large avec une bande noirâtre plus ou moins indistincte; ils sont vraiment intermédiaires entre les précédents et les suivants.

Les ♂♂ *eu-gynécomorphes*, un peu plus petits (9 mm), ont l'abdomen plat et étroit (3 mm) plus long que chez les ♂♂ gynécomorphes de *rostrata*, une bande médio-abdominale distincte, mais noirâtre, rarement très large ou nettement délimitée et qui ne s'étale pas toujours à l'apex de l'abdomen.

La répartition actuellement établie d'*Ectophasia rubra* comprend (d'après les mêmes sources que précédemment), des localités de France, Allemagne (jusqu'en Poméranie), Autriche, Moravie, Hongrie, Pologne, Transylvanie; sa limite méridionale englobe l'Italie, la Sicile, le SW de l'Ukraine, la Crimée, la Turquie, le Caucase et l'Iran.

HÔTES :

Eurygaster integriceps Puton (*Scutelleridae*) (Détermination d'1 ♂ et 2 ♀ élevés de cet hôte en Turquie par M. YUKSEL [matériel U. S. Nat. Mus.]; détermination, d'après leur position, - cf. Chap. VII - des œufs sur l'hôte figurés par VASSILIEV [1913 : 36, fig. 11], RADZIEVSKAIA [1941 : 78, fig. 21] et SCHUMAKOV [1958, fig. 5]).

* *Dolycoris baccatum* (L.) (*Pentatomidae*) (18 cas inédits dont 1 élevage).

* *Dicranocephalus agilis* (Scopoli) (*Dicranocephalidae*) (1 élevage inédit).

Chez les 24 hôtes suivants (classés, comme précédemment, par ordre de fréquence du parasitisme par *E. rubra*), le parasite a été déterminé d'après la morphologie de l'œuf; le stade atteint par les larves les plus âgées est indiqué entre parenthèses après le nombre des cas étudiés.

* *Graphosoma italicum* (Müller) (*Graphosomatidae*) (22 cas; œufs).

* *Eurygaster maura* (L.) China (*Scutelleridae*) (22 cas; st. II).

* *Eurygaster austriaca* (Schrank) (19 cas; st. I).

* *Aelia acuminata* (L.) (*Pentatomidae*) (18 cas; st. II).

* *Carpocoris pudicus* (Poda) (*Pentatomidae*) (17 cas; st. III).

* *Coreus marginalis* (L.) (*Coreidae*) (6 cas; st. II).

* *Lygaeus equestris* (L.) (*Lygaeidae*) (6 cas; œufs).

* *Eurygaster testudinaria* (Geoffroy) (*Scutelleridae*) (3 cas dont P 94 publié

sous un autre nom in Contr. VII : 212; œufs).

* *Gonocerus acuteangulatus* (Goeze) (*Coreidae*) (3 cas; st. I).

* *Alydus calcaratus* (L.) (*Alydidae*) (3 cas; st. II).

* *Rhaphigasler nebulosa* (Poda) (*Pentatomidae*) (3 cas; st. II).

* *Eurydema ornata* (L.) Stichel (*Pentatomidae*) (3 cas; st. I).

* *Eurydema oleracea* (L.) (2 cas, dont P 22 cité sous un autre nom in Contr. III : 217; st. II).

* *Eurydema ventralis* (Kolenati) (2 cas; œufs).

* *Lygaeus saxatilis* (Scopoli) (*Lygaeidae*) (2 cas; st. II).

* *Coranus aegyptius* (F.) (*Reduviidae*) (2 cas; st. II).

* *Piezodorus liliuratus* (F.) (*Pentatomidae*) (2 cas; st. I).

* *Zicrona caerulea* (L.) (*Pentatomidae*) (1 cas; œuf à larve 1 morte et

non point en cours de développement comme le laisserait croire ce que j'en ai dit, sans détermination, in Contr. VIII : 505).

* *Arma custos* (F.) (*Pentatomidae*) (1 cas; st. II).

* *Elasmucha grisea* (L.) (*Acanthosomatidae*) (1 cas; st. II).

* *Corizus hyoscyami* (L.) (*Rhopalidae*) (1 cas; st. I).

* *Gonocerus juniperi* (H. S.) (*Coreidae*) (1 cas; st. I).

* *Syromastus rhombeus* (L.) (*Coreidae*) (1 cas; st. II).

* *Camplopus lateralis* (Germar) (*Alydidae*) (1 cas; st. II).

56) *Ectophasia leucoptera* (Rondani 1865 : 224) - Cf. DUPUIS, Contr. XIV : 334 et XXI : 77.

Cette espèce, que j'ai signalée de notre faune et placée dans son genre en 1952, a certainement une large distribution méditerranéenne.

b - Sous-tribu Gymnosomatina

57) *Gymnosoma clavata* (Rohdendorf 1947 : 84) sensu Dupuis nec Mesnil 1952 : 150 (= *Verbekei* Mesnil 1952 : 150 [*Rhodogyne*]) - Cf. DUPUIS, Contr. XXIV : 69.

HÔTES (*) :

Dolycoris penicillatus Horváth (*Pentatomidae*) (Élevage de PLOTNIKOV 1926 : 253, détermination d'après le comportement de ponte, cf. Chap. VII).

Eurygaster integriceps Puton (*Scutelleridae*) (Élevage de FEDOTOV 1947 : 50 - de TCHERNOVA 1947 : 71).

Nezara viridula (L.) (*Pentatomidae*) (Élevage inédit de J. KUGLER cité par HERTING 1960 : 141).

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 53 - 18 cas inédits dont 1 élevage).

* *Stagonomus amoenus* (Brullé) (*Pentatomidae*) (1 élevage inédit du Maroc).

* *Graphosoma italicum* (Müller) (*Graphosomatidae*) (Redétermination d'une ♀ élevée de cet hôte [= iz polossatovo klopa], région de Krasnodar, 1950, par KAMENKOVA et citée par cet auteur [1956 : 329] sous le nom de *Gymnosoma desertorum*; 4 cas de détermination personnelle du parasite d'après l'œuf; détermination, d'après leur forme et position, des œufs vus sur cet hôte par VIKTOROV & KOZHARINA [1961 : 54]).

En outre, chez les 8 hôtes ci-après, le parasite, à des stades divers, a été déterminé d'après la morphologie de l'œuf :

* *Carpocoris pudicus* (Poda) (*Pentatomidae*) (18 cas; st. III).

* *Dolycoris numidicus* Horváth (*Pentatomidae*) (2 cas; st. II).

* *Piezodorus lituratus* (F.) (*Pentatomidae*) (2 cas; st. II).

* *Eurydema ornata* (L.) Stichel (*Pentatomidae*) (2 cas; st. I).

* *Holcostethus vernalis* (Wolff) (*Pentatomidae*) (1 cas; œuf).

* *Palomena prasina* (L.) (*Pentatomidae*) (1 cas; st. II).

* *Rhaphigaster nebulosa* (Poda) (*Pentatomidae*) (1 cas; œuf).

* *Graphosoma semipunctatum* (F.) (*Graphosomatidae*) (1 cas; œuf).

N. B. « *Carpocoris nigripennis* », hôte de cette espèce selon HERTING (1960 : 141, d'après un élevage de KUGLER), n'est mentionné dans aucun catalogue d'Hétéroptères; il s'agit, en fait (KUGLER *in litt.*) de *C. purpureipennis* (D. G.) = *pudicus* (Poda).

(*) Comme dans le cas des *Ectophasia* (cf. n. 1 p 111), les listes des hôtes des espèces de *Gymnosoma* que je donne ici sont établies essentiellement d'après mes déterminations personnelles. En effet, le large *Wltskrelis* assigné à *Gymnosoma rotundata* par les auteurs (v. listes in Contr. III : 203-204 et X : 202) ne représente que la somme des hôtes des diverses espèces congénères, hôtes qui, faute de précisions, ne sont, le plus souvent, attribuables à aucune d'entre elles en particulier. J'ai, du reste, retrouvé, parmi les hôtes de l'une ou l'autre des espèces de *Gymnosoma*, la totalité des hôtes attribués à *Gymnosoma rotundata* s. l.

Par ailleurs, les déterminations de KAMENKOVA (1956 : 329) et de VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 53) sont, pour la plupart, tout à fait incertaines.

58) *Gymnosoma brachypeltae* Dupuis 1961, Contr. XXIV : 70
 (= *Rhodogyne clavatum*, ♂ nec ♀, Mesnil 1952 : 150, nec Rohdendorf).

HÔTE :

Cydnus aterrimus (Förster) (= *Brachypelta aterrima* auct.) (*Cydnidæ*)
 (2 cas de Villers-Allerand [Marne] : P 1006, st. 1 et P 1246, œuf non éclos;
 d'après les informations que L. P. MESNIL a bien voulu me communiquer,

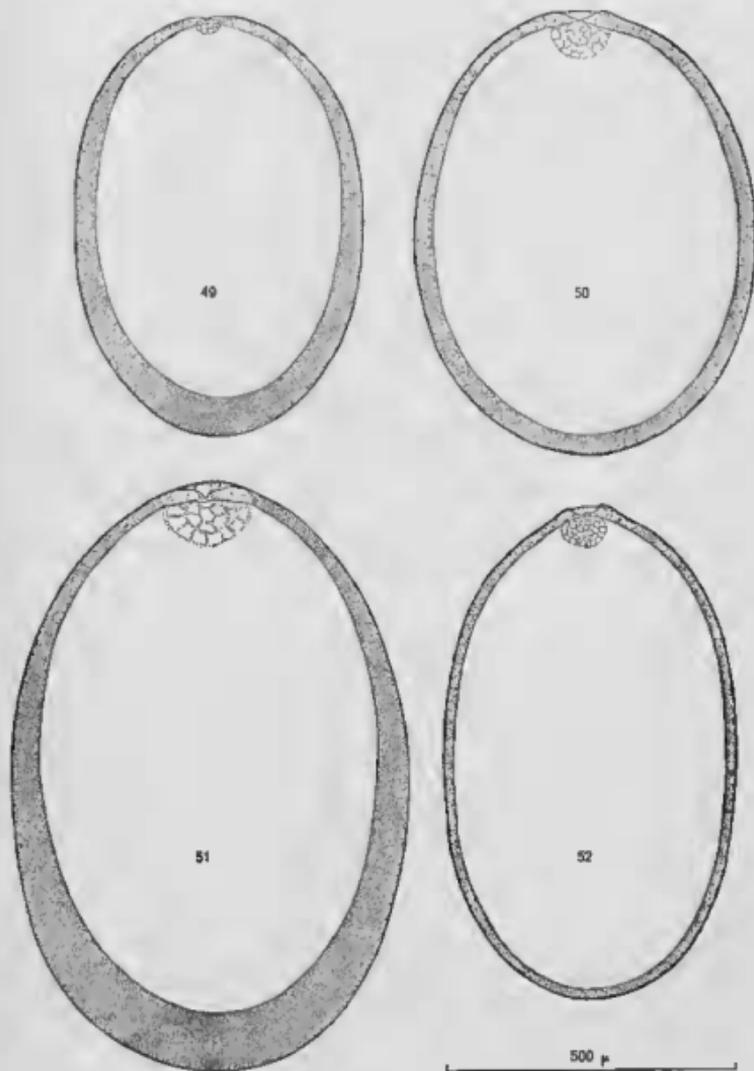


FIG. 49-52. — Œufs des espèces du genre *Gymnosoma*. — Échelle commune : mêmes conventions que dans les fig. 9-10. - 49 : *Gymnosoma brachypeltae*. - 50 : *Gymnosoma clavata*. - 51 : *Gymnosoma desertorum*. - 52 : *Gymnosoma rotundata*.

les parasites élevés du même hôte [par SCHORR 1957 : 579] et qu'il a déterminés comme *G. Verbekei* [1957 : 317, 331] sont bien des *G. brachypellae*; cf. Contr. XXIV : 71).

59) *Gymnosoma desertorum* (Rohdendorf 1947 : 84) (= *Rungsi*, ♂ nec ♀, Mesnil 1952 : 151 = *clavatum*, ♀ nec ♂, MESNIL l. c. : 150 [*Rhodogyne*]) - Cf. DUPUIS, Contr. XXIV : 71.

HÔTES :

Aelia sp. (*Pentatomidae*) (Élevage, à partir de larves (??) de l'hôte, rapporté par MESNIL 1952 : 152 et 1956 : 115, 127, sub. nom. *Rungsi* - Déterminations personnelles d'imagos élevés de cet hôte, sans autres précisions, au Maroc, par M. L. JOURDAN).

Aelia rostrata Boheman (Élevage de KAMENKOVA 1956 : 329; sous réserve de la remarque ci-après).

* *Aelia Germari* Küster (Tous les eas suivants du Maroc : 2 élevages personnels à partir d'hôtes; 1 ♂ élevé de cet hôte par M. L. JOURDAN et déterminé par mes soins; nombreuses déterminations inédites du parasite d'après l'œuf sur l'hôte).

* *Aelia cognata* Fieber (Tous les eas suivants du Maroc : 1 élevage personnel à partir d'hôte; 3 ♂ et 3 ♀ élevés de cet hôte par J. VOEGELÉ et déterminés par mes soins; nombreuses déterminations inédites du parasite d'après l'œuf sur hôte).

N. B. KAMENKOVA (1956 : 329) déclare avoir élevé cette espèce d'*Aelia rostrata* Boh., *Dolycoris baccarum* (L.) et *Graphosoma italicum* (Müll.). Dans ce dernier eas, il y a erreur d'identification; j'ai eu en mains une partie du matériel original et j'ai constaté que le parasite de *Graphosoma* est, tantôt *G. clavata*, tantôt *G. dolycoridis*. Il y a donc lieu de douter de l'ensemble des déterminations.

60) *Gymnosoma rotundata* (Linné 1758 : 596) s. str. - Cf. DUPUIS, Contr. XXIV : 72.

HÔTES :

Palomena prasina (L.) (*Pentatomidae*) (23 eas, détermination d'après l'œuf; st. II. Ces eas comprennent ceux attribués précédemment - Contr. V : 138, VII : 219-220 - à *Ectophasia crassipennis* s. l.).

Pitedia juniperina (L.) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit; détermination d'après l'œuf; st. II).

Pitedia pinicola (Mulsant & Rey) (Détermination de MICHALK, 1938 b : 58, d'après l'œuf sur l'hôte. Cette détermination me paraît valable quant aux œufs trouvés à Rostock sur les tergites abdominaux de l'hôte; en effet, la ponte de tels œufs ne peut être attribuée ni à *G. clavata* [ponte à découvert], ni à *G. carpocoridis* [ponte à la face inférieure du scutellum], ni à *G. dolycoridis* [œuf très particulier], ni aux *Gymnosoma* spécifiques d'*Aelia* ou de *Cydnides*).

N. B. Le large Wirtskreis attribué à *G. rotundata* par les auteurs (v. Contr. III : 203-204 et X : 202) ne représente que la somme des hôtes des diverses espèces de *Gymnosoma*. En dehors du cas cité par MICHALK (l. c.) et examiné ci-dessus, il est généralement impossible, faute de précisions, d'attribuer à chaque espèce les hôtes qui sont vraiment les siens. Ceci concerne notamment *G. rotundata* et *G. clavata* dans leurs habitats communs et vis-à-vis de leurs hôtes communs possibles. C'est pourquoi je ne puis tenir pleinement compte des données de NIELSEN (1916 : 20), MICHALK (1938 b : 57-58, en partie), TISCHLER (1938 : 353, 1939 a : 278), MONKO (1957 : 355, 363) et PARTECKE (1959 : 41) sur les *Gymnosoma* des *Pitedia* et *Palomena*.

61) *Gymnosoma dolycoridis* Dupuis 1960, Contr. XXIII : 1746, n. 4 (= *costata*, partim, Dupuis 1951, Contr. XII = *Rungsi*, ♀ nec ♂, Mesnil 1952 : 151 [*Rhodogyne*]) - Cf. DUPUIS, Contr. XXIV : 72.

HÔTES :

Dolycoris baccarum (L.) (*Pentatomidae*) (DUPUIS, Contr. XXIII, d'après des élevages inédits et de nombreux œufs sur l'hôte).

* *Dolycoris numidicus* Horváth (Élevages personnels inédits et nombreux œufs sur hôtes du Maroc - 1 ♂ élevé de cet hôte par M. L. JOURDAN au Maroc et communiqué pour détermination.)

* *Graphosoma italicum* (Müller) (*Graphosomatidae*) (3 cas inédits d'œufs sur l'hôte - Redétermination de 2 ♂♂ et 2 ♀♀ élevés de cet hôte [« iz polosatovo klopa »], région de Krasnodar, 1950, par KAMENKOVA et cités par cet auteur [1956 : 329] sous le nom de *Gymnosoma desertorum*).

* *Carpocoris pudicus* (Poda) (*Pentatomidae*) (13 cas inédits; st. II).

* *Piezodorus lituratus* (F.) (*Pentatomidae*) (6 cas inédits, st. III).

* *Holcostethus vernalis* (Wolff) (*Pentatomidae*) (3 cas inédits d'œufs sur hôte, larves n'ayant pas pénétré).

* *Rhaphigaster nebulosa* (Poda) (*Pentatomidae*) (3 cas inédits; st. I).

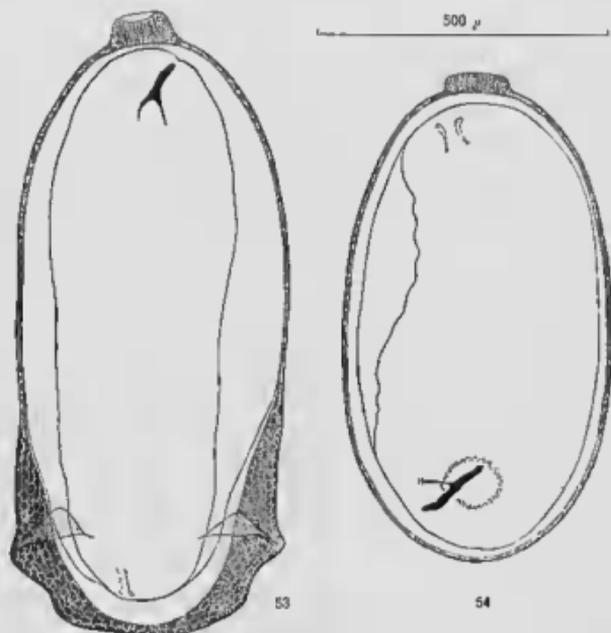


FIG. 53-54. — Œufs des espèces du genre *Gymnosoma* (suite). — Échelle commune; outre la coupe optique et la crypte, la larve I en cours de développement a été représentée. — 53 : *Gymnosoma dolycoridis*, larve I avant son retournement. — 54 : *Gymnosoma carpocoridis*, larve I retournée et éclosante au pôle postérieur.

62) *Gymnosoma carpocoridis* Dupuis 1961, Contr. XXIV : 73.

HÔTES :

Carpocoris pudicus (Poda) (*Pentatomidae*) (DUPUIS, Contr. XXIV : 73; 59 cas inédits, dont 1 ♂ d'élevage).

- * *Dolycoris baccarum* (L.) (*Pentatomidae*) (21 cas inédits; st. II).
- * *Holcostethus vernalis* (Wolff) (*Pentatomidae*) (3 cas inédits; st. II).
- * *Graphosoma italicum* (Müller) (*Graphosomatidae*) (2 cas inédits; larves n'ayant pas pénétré).
- * *Piezodorus lituratus* (F.) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit; st. II).
- * *Stagonomus amoenus* (Brullé) (*Pentatomidae*) (1 cas inédit du Maroc; larve I éclosante).

63) *Gymnosoma costata* (Panzer 1800 a, H. 73 : 23) DUPUIS, Contr. XII, partim - Cf. DUPUIS, Contr. XXIV : 69.

Cette espèce exige une nouvelle enquête; je suspecte qu'elle a pour hôte *Stollia Fabricii* Kirk. (= *Eusarcoris melanocephalus* auct.) (cf. MICHALK 1935 : 131-133, 1938 b : 55; parasites déterminés comme « recht kleinen Exemplaren » de *G. rotundata*).

64) *Stylogymnomyia nitens* (Meigen 1824 : 207) - Cf. STEIN 1924 : 255 (*Gymnosoma*).

HÔTES :

Sciocoris cursitans (F.) (*Pentatomidae*) (Élevages de MICHALK 1935 : 132, 1938 a : 256, 1938 b : 54 - de OTTEN 1940 : 322).

Sciocoris Helferli Fleber (Élevage de MICHALK 1940 : 163).

HÔTES OUTEUX ET ERRONÉS - La position de l'œuf ne suffit pas à déterminer le parasite, de sorte que *Spathocera Dalmani* (Schilling) (cité par MICHALK 1938 a : 256) n'est probablement pas hôte de cette espèce. Les quelques déterminations que j'ai antérieurement proposées sous le nom de *nitens* (Contr. III : 207, VII : 212, 218, X : 202 et DUPUIS 1949 : 205) concernent d'autres espèces, ainsi que HERTINO (1960 : 141) l'a fort bien pressenti.

65) *Cystogaster globosa* (Fabricius 1775 : 770) (= *aurantiaca* ♀ Meigen 1824 : 207) - Cf. STEIN 1924 : 255.

HÔTES :

Aelia acuminata (L.) (*Pentatomidae*) (Élevages de NIELSEN 1916 : 14-18 - de MEYER 1937 : 333 - de TISCHLER 1938 : 351, 1939 a : 279 - de MICHALK 1938 a : 257, 258 - de MONKO 1957 : 355, 362 - de DUPUIS, Contr. VII : 217, 218 et depuis 2 élevages d'imagos à partir de cet hôte et détermination de quantités d'œufs sur l'hôte).

Aelia rostrata (Boheman) (Élevage de MICHALK 1940 : 166).

* *Neotiglossa leporina* (H.S.) (*Pentatomidae*) (26 cas inédits; larves atteignant le st. III).

5. — INCERTÆ SEDIS

Parmi les « *Xysta* » de STEIN, une seule, la suivante, appartient à ce genre. Les autres sont, conformément à la remarque de VILLENEUVE 1930 a : 44, des *Opesia* Robineau-Desvoidy et je doute qu'il s'agisse de vrais *Phasiinae*.

66) *Xysta holosericea* (Fabricius 1805 : 218) (= *cilipes* ♂ Meigen 1824 : 182) - Cf. STEIN 1924 : 256.

B — LES HÉTÉROPTÈRES PALÉARCTIQUES ET LEURS PHASIINAE PARASITES

La liste qui suit comprend l'indication des *Phasiinae* qui ont été observés, par les auteurs ou par moi-même, comme parasites des Hétéroptères paléarctiques.

Il s'agit plus que de la liste réciproque des observations citées dans la Sect. A. Ces dernières figurent toutes ici, mais, afin de montrer dans quels hôtes des recherches intéressantes peuvent être effectuées, j'y ai ajouté l'indication de divers *Phasiinae* non identifiés. Ces *Phasiinae* sont ceux cités par les auteurs ou ceux que j'ai personnellement observés (et dont je peux, en général, préciser la tribu), à condition qu'ils fassent partie de couples hôte/parasite manifestement distincts de couples déjà identifiés.

Sont exclus de la liste : les couples où les relations parasitaires des *Phasiinae* avec l'hôte restent à prouver, les couples où l'hôte est mal déterminé et les couples « mythiques » résultant de confusions synonymiques.

Les couples nouveaux, ou dont la détermination est donnée ici pour la première fois, sont marqués du signe * précédant, non plus le nom de l'hôte, comme dans la Sect. A, mais celui du parasite.

Dans le cas des *Phasiinae* plus ou moins incomplètement déterminés, le signe ? suit immédiatement le nom de la catégorie taxinomique sur laquelle je garde un doute. Par exemple, *Leucostomatina* sp. ? indique l'attribution certaine aux *Leucostomatina* d'une espèce à déterminer. |

Les divers parasites d'un même hôte sont mentionnés dans l'ordre adopté pour les espèces de *Phasiinae* dans la Sect. A; les données additionnelles figurent toutefois séparément. Tout parasite cité sans autre précision est étudié dans la Sect. A où l'on trouvera toutes références utiles.

Les noms des auteurs des espèces de *Phasiinae*, fixés une fois pour toutes dans la Sect. A n'ont pas été répétés. Par contre, la présente liste fait foi en ce qui concerne la nomenclature des hôtes.

La division de ma liste en deux parties est destinée à matérialiser l'inégale attention accordée jusqu'alors aux hôtes de *Phasiinae* selon qu'il s'agissait de *Pentatomoidea* ou d'Hétéroptères d'autres superfamilles.

1. — HÔTES N'APPARTENANT PAS AUX PENTATOMOIDEA

Anthocoridae

Anthocoris nemoralis (Fabricius 1794)

* *Hyalomyia pusilla*

Anthocoris sarothamni Douglas & Scott 186

* *Hyalomyia pusilla*

Lycocoris campestris (Fabricius 1794)

* *Hyalomyia pusilla*

Nabidae*Nabis ferus* (Linné 1758)*Leucostoma* sp.? (? *simplex* Fall.) (2 cas inédits, st. III).

N. B. — Ce cas n'est peut-être pas nouveau, OTTEN (1940 : 327) ayant déjà signalé une « Dipterenlarve » dans l'abdomen d'un ♂ de cette espèce.

Nabis myrmecoides (Costa 1834) (= *lativentris* Boheman)*Leucostoma simplex***Miridae***Leptopterna dolabrata* (Linné 1758)*Allophorella obesa**Lygus pratensis* (Linné 1758)* *Allophorella obesa**Pilophorus perplexus* Douglas & Scott 1875

« zwei Parasitenpuppen aus der Art gezüchtet, die nicht geschlüpft sind ! » (MICHALK 1938 b : 147)

Reduviidae*Coranus aegyptius* (Fabricius 1775)* *Ectophasia rubra**Pirates stridulus* (Fabricius 1787) s. l. (1)

« larve apode... fixée au stigmate pectoral [de l'hôte]... peut-être d'un autre genre que l'Ocyptère ». (DUFOUR 1833 : 270, n. 1)

Rhinocoris erythropus (Linné 1767)*Clytlophasia dalmatica***Lygaeidae***Beosus maritimus* (Scopoli 1763) (= *fuscus* F.)

* *Allophorella obesa* — * Larve I *incertae sedis*, ne répondant pas aux caractères des larves I actuellement connues (1 cas inédit).

Chilacis typhae (Perris 1857)*Hyalomyia pusilla**Cymus glandicolor* (Hahn 1832)* *Hyalomyia pusilla**Eremocoris plebejus* (Fallén 1807)*Cinochira atra**Kleidocerus ericae* (Horváth 1910)* *Hyalomyia pusilla**Lygaeus equestris* (Linné 1758)

Helomyia lateralis, * *Ectophasia rubra* — * *Leucostoma* sp. (10 cas inédits, st. III)

Lygaeus saxatilis (Scopoli 1763)* *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

N. B. — Il est vraisemblable que d'autres *Phasiinae* (dont l'œuf n'est pas visible sur l'hôte) parasitent cette espèce; leurs larves ont été signalées de Sicile (NIELSEN 1909 : 65)

(1) La séparation définitive de *P. stridulus* (F.) et *P. hybridus* (Scop.) est due à RIBAUT (1920 : 35).

- Melanocoryphus albomaculatus* (Goeze 1778)
 * *Helomyia lateralis*
Nysius cymoides (Spinola 1837)
 * *Hyalomyia pusilla*
Nysius jacobaeae (Schilling 1829)
 * *Hyalomyia pusilla*
Nysius lineatus (Costa 1852)
Hyalomyia pusilla
Spitostethus pandurus (Scopoli 1763)
Leucostoma sp. ? (sub. nom. *analis* in ORTEN 1943 : 137, cf. DUPUIS
 Contr. XV : 68, n. 9), *Helomyia lateralis*
Tropidothorax leucopterus (Goeze 1778)
 * *Ectophasia rostrata* - * *Leucostoma* sp. ? (1 cas inédit, st. II)

Dicranocephalidae

- Dicranocephalus agilis* (Scopoli 1763)
Dionaea forcipala, * *Leucostomatina* sp. ?, * *Ectophasia rubra*.

Alydidae

- Alydus calcareatus* (Linné 1758)
 * *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia rubra*
Camplopus lateralis (Germar 1817)
 * *Ectophasia rubra*

Rhopalidae⁽¹⁾

- Corizus hyoscyami* (Linné 1758)
Eulabidogaster setifacies, * *Ectophasia rubra* - * *Leucostoma* sp. ? (? *meridiana*) (1 cas inédit, st. I)
Liorhyssus hyalinus (Fabricius 1794)
Leucostoma analis s. str.
Myrmus miriformis (Fallén 1807)
Leucostoma meridiana, * *Allophorella obesa*
Rhopalus subrufus (Gmelin 1788)
Leucostoma analis s. str.
Stictopleurus punctalonervosus (Goeze 1778)
 * *Leucostoma meridiana*

Arenocoridae (= Pseudophloeidae)

- Ceraleptus lividus* J.P.E.F. Stein 1858 (= *squatidus* Fieber nec Costa)
 * *Leucostomatina* sp. ? (1 cas inédit, st. II)
Coriomeris denticulatus (Scopoli 1763)
Claivillia biguttata
Coriomeris hirticornis (Fabricius 1794)
 * *Leucostomatina* sp. ? (1 cas inédit, st. II)

Coreidae

- Coreus marginalis* (Linné 1758)
Brymptalophora aurigera, *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia rostrata*,
 * *Ectophasia rubra*

(1) Pour la détermination des espèces françaises de cette famille, cf. DUPUIS 1953 a.

- Enoplops scapha* (Fabricius 1794)
Leucostoma anatis s. str., * *Dionaea forcipata*
Gonocerus acuteangulatus (Goeze 1778)
 * *Brumptalophora aurigera*, * *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia rostrata*,
 * *Ectophasia rubra*
Gonocerus juniperi Herrich-Schäffer 1839
Brumptalophora aurigera, * *Ectophasia rubra*
Haploprocta sulcicornis (Fabricius 1794)
Leucostoma anatis s. str.
Spathocera Dalmani (Schilling 1829)
 Œuf d'*Ectophasiini* attribué à *Stylogymnomyia nitens* (MICHALK 1938 a : 256)
Syromastus rhombeus (Linné 1767) (= *Verlusia rhombea* auct.)
 * *Ectophasia rubra* - * *Leucostomalina* sp. (5 cas inédits, st. 11).

2. — HÔTES DE LA SUPERFAMILLE PENTATOMOIDEA (*)

Acanthosomatidae

- Acanthosoma haemorrhoidale* (Linné 1758)
 * *Ectophasia rostrata*.
 N. B. - Cette mouche n'existant pas en Grande-Bretagne, la « Tachinid fly larva » observée par SOUTHWOOD & LESTON (1959 : 18) est, évidemment, un second parasite de cette punaise.
Cyphostethus irisriatus (Fabricius 1787)
 * *Subclytia rotundiventris*.
Elasmolethus interstinctus (Linné 1758) (= *dentatus* De Geer et auct.)
 * *Subclytia rotundiventris*.
Elasmucha grisea (Linné 1758)
Subclytia rotundiventris, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Pentatominae Pentatomini

- Nezara viridula* (Linné 1758)
Gymnosoma clavata.
Palomena prasina (Linné 1761)
Cylindromyia sp. ?, *Brumptalophora aurigera*, *Allophora hemiptera*,
 * *Ectophasia rostrata*, * *Gymnosoma clavata*, *Gymnosoma rotundata*.
Palomena viridissima (Poda 1761)
 Œufs d'*Ectophasiini* attribués à *Gymnosoma rotundata* (MICHALK 1940 : 166).
Piezodorus lituralis (Fabricius 1794)
Cylindromyia pilipes, *Helomyia lateralis*, * *Subclytia rotundiventris*,
 * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*, * *Gymnosoma clavata*,
 * *Gymnosoma dotycoridis*, * *Gymnosoma carpocoridis*.
Piledia juniperina (Linné 1758)
Gymnosoma rotundata.
Piledia pinicola (Mulsant & Rey 1852)
Gymnosoma rotundata.

(*) Pour éviter de surcharger la typographie, les principales familles, sous-familles et tribus sont traitées ici sur un même plan.

- Rhaphigaster nebulosa* (Poda 1761) (1)
Chaetocoptera bicolor, *Brumplalophora aurigera*, * *Clytiophasia dalma-*
tica, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*, * *Gymnosoma cla-*
vata, * *Gymnosoma dolycoridis*.
Rubiconia intermedia (Wolff 1811)
 Œuf d'*Ectophasiini* attribué à *Gymnosoma* sp. (SCHMIDT 1925 : 76).
Tropicoris rufipes (Linné 1758)
Allophora hemiptera - Larve indéterminée (cf. Contr. IV : 427-429).

Pentatominae Aeliini

- Aelia acuminata* (Linné 1758)
Lophosia fasciata, *Neocyptera auriceps*, *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia*
rostrata, * *Ectophasia rubra*, *Cystogaster globosa*.
Aelia cognata Fieber 1868
 * *Helomyia lateralis*, * *Gymnosoma deserlorum*
Aelia furcata Fieber 1868
Helomyia lateralis — *Ectophasia crassipennis* s. l. (VASSILIEV 1913 : 36)
Aelia Germari Küster 1852
Helomyia lateralis, * *Gymnosoma deserlorum*.
Aelia melanota Fieber 1868
Helomyia lateralis.
Aelia rostrata Boheman 1852
Gymnosoma deserlorum, *Cystogaster globosa* - *Ectophasia crassipennis* s. l.
 (KAMENKOVA 1956 : 328)
Neotiglossa leporina (Herrich-Schäffer 1830)
 * *Cystogaster globosa*.

Pentatominae Eusarcorini

- Stollia aenea* (Scopoli 1763) (= *Eusarcoris aeneus* auct.)
Hyalomyia pusilla
Stollia Fabricii Kirkaldy 1909 (= *Eusarcoris melanocephalus* auct.)
Gymnosoma sp. ? (? *costata* Panzer s. str.) sub. nom. *rotundata* (MICHALK
 1935 : 133, 1938 b : 55).
Stollia inconspicua (Herrich-Schäffer 1844) (= *Eusarcoris inconspicuus* auct.)
Plesioctoptera rufipes, *Hyalomyia pusilla*.
Slogonomus amoenus (Brullé 1832)
 * *Phasia subcoleoprata*, * *Gymnosoma clavata*, * *Gymnosoma carpocoridis*.

Pentatominae Carpororini

- Carpocoris pudicus* (Poda 1761) (2)
Helomyia lateralis, * *Clytiophasia dalmaica*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ecto-*
phasia rubra, * *Gymnosoma clavata*, * *Gymnosoma dolycoridis*,
Gymnosoma carpocoridis.

(1) Mon acception de *Cimex nebulosus* Poda est celle de KIRKALDY (1909 : 138) et des auteurs, et pas du tout celle de TAMANINI (1959 : 79) qui voit en cette espèce un synonyme de *Dolycoris baccarum* !

(2) Mon acception de *Cimex pudicus* Poda est celle de KIRKALDY (1909 : 56). TAMANINI (1958 : 375) attribue ce nom à une espèce apparemment différente du *Carpocoris* paléarctique banal et désigne des néotypes. Je persiste à protester énergiquement contre l'introduction du dogme du type en taxinomie et, plus encore, contre l'hérésie des néotypes; dans le cas particulier, je m'élève vigoureusement contre une désignation qui ne peut que rendre plus confuse encore la taxinomie du genre *Carpocoris*.

Je continue donc à appeler *C. pudicus* le *Carpocoris* paléarctique banal qui correspond aux *C. purpureipennis* et *C. fuscispinus* de TAMANINI l. c. La séparation de ces deux « espèces » ne repose sur aucune étude biologique, ce qui est regrettable, vu la plasticité morphologique et chromatique constatée dans le genre (cf. GOIDANICH 1943, Dupuis 1951b).

Dolycoris baccarum (Linné 1758)

Neocyptera auriceps, * *Cylindromyia brevicornis*, *Cylindromyia brassicaria*, *Phasia subcoleoprata*, *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*, *Gymnosoma clavata*, *Gymnosoma dolycoridis*, * *Gymnosoma carpocoridis*.

Dolycoris numidicus Horváth 1907

* *Cylindromyia brassicaria*, * *Phasia subcoleoprata*, *Helomyia lateralis*, * *Gymnosoma clavata*, * *Gymnosoma dolycoridis*.

Dolycoris penicillatus Horváth 1904

Cylindromyia brassicaria, *Helomyia lateralis*, *Gymnosoma clavata*.

Holcostethus sphaelatus (Fabricius 1794)

* *Cylindromyia* sp. ? (1 cas inédit, st. II).

Holcostethus vernatis (Wolff 1804)

Cylindromyia pilipes, *Helomyia lateralis*, * *Ectophasia rostrata*, * *Gymnosoma clavata*, * *Gymnosoma dolycoridis*, * *Gymnosoma carpocoridis*.

Pentatominae Eurydemini*Eurydema oleracea* (Linné 1758)

Neocyptera auriceps, *Helomyia lateralis*, *Clytiomyia continua*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Eurydema ornata (Linné 1758) Stichel 1926

Helomyia lateralis, *Clytiomyia continua*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*, * *Gymnosoma clavata*.

Eurydema ventralis Kolenati 1846.

* *Helomyia lateralis*, * *Clytiomyia continua*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Pentatominae Sciocorini*Menaccarus arenicola* (Scholtz 1846)

Wahlbergia bicolor.

Sciocoris cursitans (Fabricius 1794)

Ocypterula pusilla, *Stylogymnomyia nitens*.

Sciocoris Helferi Fieber 1851

Stylogymnomyia nitens

Asopinae*Arma custos* (Fabricius 1794)

Phania vittata, * *Phaniina* ! sp. 2 (*Eivibrissa obscuripennis* ?), * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Troilus luridus (Fabricius 1775)

* *Phania vittata*, * *Phaniina* ! sp. 2 (*Eivibrissa obscuripennis* ?)

N. B. — Il se pourrait que ces parasites correspondent aux larves indéterminées mentionnées du même hôte par HESSE (1927 : 28) et ENDERLEIN (1929 : 102).

Zicrona caerulea (Linné 1758)

Allophorella obesa, * *Ectophasia rubra*.

Graphosomatidae*Graphosoma italicum* (Müller 1766)

Helomyia lateralis, *Clytiophasia dalmatica*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*, * *Gymnosoma clavata*, * *Gymnosoma dolycoridis*, * *Gymnosoma carpocoridis*.

Graphosoma semipunctatum (Fabricius 1775)

* *Clytiophasia dalmatica*, * *Gymnosoma clavata*

Trigonosoma sp.

Helomyia lateralis

Trigonosoma trigonum (Krynicky 1871)

* *Clytiophasia dalmatica*

Trigonosoma Fischeri Herrich-Schäffer 1851

* *Clytiophasia dalmatica*

Scutelleridae

Eurygaster austriaca (Schrank 1778)

Helomyia lateralis, *Chryseria helluo*, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Eurygaster hollentota (Fabricius 1775)

Helomyia lateralis, * *Chryseria helluo*, * *Clytiophasia dalmatica* - *Ectophasia crassipennis* s. l. (VASSILIEV 1913 : 35).

Eurygaster integriceps Puton 1881

Phasia subcoleoprata, *Helomyia lateralis*, *Chryseria helluo*, *Ectophasia rostrata*, *Ectophasia rubra*.

Eurygaster maura s. l.

Helomyia lateralis, *Chryseria helluo*.

Eurygaster inaura (Linné 1758) China 1927

Helomyia lateralis, * *Ectophasia rostrata*, * *Ectophasia rubra*.

Eurygaster testudinaria (Geoffroy in Fourcroy 1785) China 1927

* *Chryseria helluo*, * *Ectophasia rubra*.

Odontotarsus purpureolineatus (Rossi 1790)

Ectophasia crassipennis s. l. (KAMENKOVA 1956 : 328).

Odontotarsus sp.

* *Exogaster carinata* Lw. » (cf. n. 1 p. 99)

Psacasia exanthematica (Scopoli 1763)

Phaniosoma lateritium.

Cydniidae

Aethus nigritus (Fabricius 1794)

Hyalomyia pusilla

Cydnus aterrimus (Förster 1771) (= *Brachypella aterrima* auct.)

Gymnosoma brachypellae, * *Heliozeta pellucens*.

Legnotus limbosus (Geoffroy in Fourcroy 1785)

* *Phanitia* ? (? *Weberia* sp.) (2 cas inédits, obtention du puparium).

N. B. - Il est possible que ce parasite corresponde aux larves indéterminées mentionnées du même hôte par MICHALK (1938 b : 49).

Schirus bicolor (Linné 1758)

* *Weberia incrassata*, *Heliozeta pellucens*.

Schirus sexmaculatus (Rambur 1842)

* *Heliozeta pellucens*.

C - CLÉS POUR LA DÉTERMINATION DES ESPÈCES CRITIQUES

1. - DIONAEA ET AFFINES

La réalité de l'espèce *nitidula* Meigen (1824 : 297) reste à démontrer, conformément à l'avis de STEIN (1924 : 246). Les quatre espèces, 4 à 7, ci-dessus, connues des auteurs comme *Dionaea*, sont, dans les deux sexes, déterminables comme suit :

- 1 (4) - Des soies parafrontales denses; des macrochètes acrostichales antésuturales 2 (3)
- 2 (3) - Joues non pileuses. . . . *Pseudoleucostoma aurifrons* (Meigen)
- 3 (2) - Joues très pileuses. . . . *Eulabidogaster setifacies* (Rondani)
- 4 (1) - Pas de pilosité générale parafrontale; pas de macrochètes acrostichales antésuturales 5 (6)
- 5 (6) - Marge postérieure du tergite II avec un rang complet de macrochètes *Dionaea forcipata* (Meigen)
- 6 (5) - Marge postérieure du tergite II avec seulement deux macrochètes médianes. *Dionaea pauciseta* (Rondani)

2. — LEUCOSTOMA

Sans préjuger de l'existence d'autres espèces congénères, les quatre *Leucostoma*, 8 à 11 ci-dessus, sont déterminables comme suit :

- 1 (2) - Gènes (parafaciaux) pileux, c'est-à-dire pourvus chez le ♂ de 2-3 séries de longues soies et chez la ♀ de 1-2 rangées de soies courtes - ♂ : urites IV-V pourvus d'une pruinosité grise - ♀ : abdomen court à urites de largeur égale; tergite V profondément excavé à l'arrière; branches du tergite VI courtes et massives portant chacune 6 dents y compris l'apicale. *Leucostoma meridiana* (Rondani)
- 2 (1) - Gènes non pileux 3 (4)
- 3 (4) - Grande espèce; ♂ ♀ avec 2 soies postéro-latérales aux tibias antérieurs - ♂ : pilosité parafrontale générale assez pauvre; urites IV-V à pruinosité grise - ♀ : abdomen long et effilé à urites de largeur très rapidement décroissante; une pilosité parafrontale générale brève et peu dense, mais nette; branches du tergite VI fines et parfaitement semi-circulaires, portant chacune 8 dents y compris l'apicale *Leucostoma* sp. 4
- 4 (3) - Petites espèces; ♂ ♀ avec une seule sole postéro-latérale aux tibias antérieurs - Les caractères précédents non réunis, ni chez le ♂, ni chez la ♀ 5 (6)
- 5 (6) - ♂ : Pilosité parafrontale générale très dense et très élevée; urites IV-V à pruinosité grise - ♀ : Abdomen long et effilé à urites de largeur très rapidement décroissante; pilosité générale parafrontale à peu près nulle; branches du tergite VI fines et parfaitement semi-circulaires, portant chacune 6 dents y compris l'apicale *Leucostoma analis* (Meigen)
- 6 (5) - ♂ : Pilosité parafrontale générale très pauvre; urites IV-V sans pruinosité grise - ♀ : Abdomen court à urites de largeur égale; pilosité générale parafrontale à peu près nulle; branches du tergite VI courtes et massives, portant chacune 5 dents y compris l'apicale *Leucostoma simplex* (Fallén)

3. — *CYLINDROMYIA* ET AFFINES

Les onze espèces, 17 à 27 ci-dessus, toutes incluses par STEIN (*l.c.*) dans son trop vaste genre « *Ocyptera* », sont de détermination assez délicate, d'où le tableau ci-après :

- 1 (6) — Dos des tergites abdominaux portant à la fois des macrochètes marginales et au moins une paire de macrochètes discales. 2 (5)
- 2 (5) — Une ou au plus deux paires de macrochètes scutellaires (sub-apicales seules ou accompagnées d'apicales); pas de basales. Angles inféro-postérieurs du tergite II des ♀♀ saillants et pourvus d'une plage de gros aiguillons courts; quelques aiguillons semblables à l'apex des tergites III et IV (genre *Neocyptera* Town.) 3 (4)
- 3 (4) — Macrochètes scutellaires subapicales seules présentes. Sur le tergite abdominal II, 5 à 10 longues macrochètes discales disposées plus ou moins régulièrement par paires. Urite VIII des ♀♀ large et court, bien ouvert, en forme de sabot terminé par deux dents apicales symétriques. *Neocyptera interrupta* (Meigen)
- 4 (3) — Macrochètes scutellaires apicales présentes en plus des sub-apicales. Sur le tergite abdominal II, une ou deux paires seulement de macrochètes discales. Urite VIII des ♀♀ long et effilé, en un seul bloc solide falciforme dont les parties symétriques sont étroitement appliquées l'une contre l'autre *Neocyptera auriceps* (Meigen)
- 5 (2) — Trois paires de macrochètes scutellaires : basales, subapicales et apicales. Angles inféro-postérieurs du tergite II des ♀♀ dépourvus d'aiguillons courts; apex des tergites III et IV portant des bouquets de macrochètes serrées. *Chaetocyptera bicolor* (Olivier)
- 6 (1) — Dos des tergites abdominaux sans macrochètes discales. 7 (20)
- 7 (20) — Abdomen cylindrique long, bicolore (rouge, à apex et, parfois, bande médio-dorsale noirs); nervure transverse postérieure plus ou moins sigmoïde; pattes noires; chez les ♀♀, deux robustes macrochètes parafrontales proclives. 8 (11)
- 8 (11) — Deux paires seulement de macrochètes scutellaires (subapicales et apicales); chez les ♀♀, une seule macrochète médio-externe aux fémurs moyens et pas de macrochète médio-interne aux fémurs postérieurs. (genre *Ecatocypteros* Town.) 9 (10)
- 9 (10) — Trois soies acrostichales antésuturales; dents de l'urite VIII des ♀♀ longues, étroites, digitiformes; l'urite peu « ouvert » — ♂♂ : cf. BARANOFF (1929 : 20-21) et JACENTKOVSKÝ (1936 c : 119), sous toutes réserves. *Ecatocypteros intermedia* (Meigen) *sensu* Baranoff
- 10 (9) — Une seule soie acrostichale antésuturale; dents de l'urite VIII des ♀♀ courtes, triangulaires, lamellaires; l'urite très évasé — ♂♂ : cf. BARANOFF et JACENTKOVSKÝ (*l.c.*), sous toutes réserves. *Ecatocypteros cylindrica* (Baranoff)

- 11 (8) - Trois paires de macrochètes scutellaires : basales, subapicales et apicales; chez les ♀♀, deux macrochètes médio-externes aux fémurs moyens et une médio-interne aux fémurs postérieurs (genre *Cylindromyia* Meigen) 12 (13)
- 12 (13) - Très grande espèce (16 mm de long) à antennes extrêmement longues (dépassant l'épistome). . *Cylindromyia robusta* (Loew)
- 13 (12) - Espèces beaucoup plus petites (12 mm), à antennes ne dépassant pas l'épistome. 14 (15)
- 14 (15) - ♂♂ : Un bouquet de macrochètes aux angles postéro-ventraux du tergite II (urite basal); nervure transverse antérieure très fortement courbée; article III des antennes très court; dents de l'urite VIII des ♀♀ longues et digitiformes, surmontées à la base d'une petite spinule pointue
Cylindromyia brevicornis (Loew)
- 15 (14) - ♂♂ : Caractères précédents non réunis et, notamment, pas de bouquet de macrochètes aux angles postéro-ventraux du tergite II (urite basal). 16 (17)
- 16 (17) - ♂♂ : Article III des antennes très long; gênes en vue latérale, hauts et étroits; nervure transverse postérieure subdroite; cubitus à angle droit. *Cylindromyia alpestris* (Rondani)
- 17 (16) - ♂♂ : Article III des antennes moyen et court; gênes plus bas et plus larges; nervure transverse postérieure sigmoïde; cubitus obtus 18 (19)
- 18 (19) - ♂♂ : Petite nervure transverse peu en retrait de l'apex de la première longitudinale; vibrisses peu nombreuses, nulles au-dessus de la grande vibrisse angulaire; article III des antennes court; soies apicales du scutellum plus courtes que la longueur de celui-ci; urite basal plus long et moins haut - Caractères additionnels des ♂♂ : tibia postérieurs longuement pileux; face ventrale des urites II et III densément pourvue de très longues soies molles - Caractères additionnels des ♀♀ : sétules du ventre de l'urite II courtes et denses, couchées; dents de l'urite VIII longues et digitiformes *Cylindromyia pilipes* (Loew)
- 19 (18) - ♂♂ : Petite nervure transverse très fortement en retrait de l'apex de la première longitudinale; vibrisses nombreuses, notablement développées au-dessus de la grande vibrisse angulaire; article antennaire III de longueur moyenne; soies apicales du scutellum de la longueur de celui-ci; urite basal plus court et plus élevé - Caractères additionnels des ♂♂ : tibia postérieurs simplement pourvus des macrochètes ordinaires; face ventrale des urites II et III pourvue de soies courtes et raides, très rares sur l'urite II - Caractères additionnels des ♀♀ : sétules du ventre de l'urite II plus longues, plus dressées, mais très rares; dents de l'urite VIII courtes et triangulaires
Cylindromyia brassicaria (Fabricius)
- 20 (7) - Abdomen court, entièrement noir; pattes rouges ou orangées; nervure transverse postérieure rectiligne; chez les ♀♀, 3-4 faibles macrochètes parafrontales proelives
Plesiocyptera rufipes (Meigen)

4. — *WEBERIA*

Bien que l'insuffisance des caractères chromatiques et la variabilité de la chétotaxie des tibias et des sternopleures ne facilitent guère les déterminations, l'existence dans le genre *Weberia* de cinq espèces paléarctiques est attestée par d'excellents caractères somatiques et génitaux (notamment les cinq types différents de genitalia ♀♀). Je n'ai pas tenu compte ici de *Weberia albisquama* Villeneuve (1924 b : 6-7), décrite de manière par trop sommaire, et je détermine les cinq espèces, 28 à 32, à l'aide du tableau ci-après :

- 1 (8) - Des soies verticales internes présentes dans les deux sexes - Le plus souvent quelques sternopleurales en plus de la postérieure - ♀ : Diplo-urite VI-VII plus ou moins long, mais toujours droit - ♂ : Front de largeur variable, mais au moins égale à l'antenne 2 (5)
- 2 (5) - Des soies acrostichales antésuturales; métapleures coalescentes à l'arrière des hanches postérieures; deux intra-alaires post-suturales; vibrisses angulaires beaucoup plus longues que les soies péristomales. 3 (4)
- 3 (4) - Petite espèce (5-6 mm) - ♀ : Diplo-urite relativement massif, spinuleux latéralement dans sa moitié basale seulement; son appendice bifurqué long, d'insertion apicale, étiré vers son extrémité en ailes latérales courtes; dents de l'urite VIII lamellaires et légèrement divergentes - ♂ : Un rang marginal complet de macrochètes sur le tergite II, « cerci » très développés (Mouko) *Weberia pseudofunesta* Villeneuve
- 4 (3) - Grande espèce (6-7 mm) - ♀ : Diplo-urite plus grêle, spinuleux latéralement sur toute sa longueur; son appendice bifurqué court, d'insertion nettement pré-apicale, étiré dès sa moitié en ailes latérales largement étalées; dents de l'urite VIII digitiformes convergentes - ♂ : Seulement deux macrochètes marginales médianes sur le tergite II, « cerci » très peu développés (Mouko) *Weberia aureovittata* Belanovskij
- 5 (2) - Pas de soies acrostichales antésuturales; métapleures non coalescentes à l'arrière des hanches postérieures et séparées par une aire membraneuse; une intra-alair post-suturale; vibrisses angulaires de la même hauteur que les soies péristomales. 6 (7)
- 6 (7) - ♂ : Bande frontale moyennement large et orbite à pelne plus étroit (VILLENEUVE!) - ♀ : Diplo-urite grêle (trois fois plus long que haut), glabre dorsalement, atteignant, replié, la base de l'abdomen; son appendice bifurqué de dimensions normales, lamellaire à l'apex avec une constriction nette avant la bifurcation - Urite VIII à dents relativement fines, longues et pointues. *Weberia thoracica* (Melgen)
- 7 (6) - ♂ : Bande frontale large et orbite très étroit (VILLENEUVE!) - ♀ : Diplo-urite massif (deux fois plus long que haut), très pileux dorsalement, n'atteignant, replié, que le milieu de l'abdomen, son appendice bifurqué également massif et épais, sans constriction nette avant la bifurcation - Urite VIII à grosses dents épaisses et courtes, très arrondies. *Weberia incrassata* (Pandellé)

- 8 (1) - Pas de soies verticales. Une seule sternopleurale. Diplo-urite des ♀♀ très long et arqué. Front des ♂♂ très étroit (plus étroit que l'antenne). D'une manière générale, la chétotaxie est pauvre : pas d'aerostichale antésuturale, une seule intra-alaire (LUNDBECK !), deux macrochètes marginales médianes à l'arrière du tergite II dans les deux sexes *Weberia curvicauda* (Fallén)

5. — *CLYTIOMYIA* s. l.

Les quatre espèces, 50 à 53 ci-dessus, incluses par les auteurs dans le genre *Clytiomyia* s. l., sont très difficiles, sinon impossibles, à déterminer avec les ouvrages existants, ainsi que Mme MONKO (1957 : 361 n. 1) l'a opportunément souligné. BELANOVSKY (1951) n'a absolument pas su traiter le sujet; tous les caractères qu'il cite comme ceux de *continua* s'appliquent à *dalmatica*; son hypothèse selon laquelle *helluo* et *pellucens* seraient deux formes d'une même espèce est dénuée de fondement; ses *helluo* sont des *continua*, etc.

Je crois donc indispensable de donner un tableau de détermination de ces quatre espèces bien distinctes.

- 1 (4) - ♂♀ : Trois soies sternopleurales disposées en triangle, l'inférieure la plus minime et souvent peu distincte de la pilosité générale, d'où nécessité de faire appel aux autres caractères; macrochètes des tibias moyens longues, dressées et robustes; nervure transverse apicale plus ou moins rectiligne ou faiblement concave, mais cubitus émoussé, ne formant pas un angle vif et toujours très obtusément ouvert - ♀ : front portant, en dehors du rang interne de soies frontales, un ou deux rangs plus ou moins réguliers de parafrontales (à la différence du ♂ qui n'a qu'un seul rang de frontales). 2 (3)
- 2 (3) - ♂♀ : Antennes courtes, ne descendant guère en dessous de la moitié de l'épistome; article III court, égalant sensiblement l'article II; antennes très largement distantes à la base; chète antennaire épaissi sur le tiers basilaire seulement de sa longueur; pas de sétules, ou des sétules éparses insignifiantes, au-dessus et en dehors de la grande vibrisse angulaire; pas de soies noires au péristome - ♀ : soies parafrontales robustes et, pour certaines, aussi hautes que les frontales et même se croisant - ♂ : forceps médian court, épais et relativement robuste, très fortement recourbé vers le bas. *Chryseria helluo* (Fabricius)
- 3 (2) - ♂♀ : Antennes longues, descendant bien en dessous de la moitié de l'épistome; article III long, au moins double de l'article II; base des antennes très rapprochées, au point de se toucher; chète antennaire épaissi sur environ les 2/3 basilaires de sa longueur; une touffe d'une demi-douzaine de vibrisses raides, serrées, au-dessus et en dehors de la grande vibrisse angulaire; de nombreuses soies noires au péristome - ♀ : soies parafrontales faibles, environ deux fois moins hautes que les frontales et non croisées - ♂ : forceps médian en pointe fine lamellaire plane. *Heliozeta pellucens* (Fallén)

- 4 (1) - ♂♀ : Deux soies sternopleurales (l'inférieur manque); macrochètes des tibias moyens courtes et demi-couchées; nervure transverse apicale toujours très fortement concave dès après le cubitus, lequel forme un angle vif, peu obtus ou droit, et souvent brièvement appendiculé - ♀ : front portant de chaque côté (comme chez les ♂♂) un rang unique de soies frontales. 5 (6)
- 5 (6) - ♂♀ : Pilosité générale mésopleurale et sternopleurale noire; la série de soies frontales comprend, de chaque côté, 8 à 10 chètes. Macrochètes abdominales très développées, en série complète au bord postérieur de tous les tergites; soles dorso-centrales post-suturales au nombre de trois - ♂ : forceps médian en longue pointe fine lamellaire; bande frontale très étroite (4 à 5 fois plus que celle des ♀♀). *Clytiomyia continua* (Panzer)
- 6 (5) - ♂♀ : Pilosité générale mésopleurale et sternopleurale blanche; la série de soies frontales comprend 14-16 chètes de chaque côté. Macrochètes abdominales minimales, au nombre de deux au milieu du bord postérieur des trois premiers tergites visibles, et une série le long du bord postérieur du quatrième; soles dorso-centrales post-suturales au nombre de trois macrochètes et une ou deux soles additionnelles plus minimales intercalées - ♂ : forceps médian digitiforme longuement recourbé vers le bas; bande frontale relativement large (deux fois moins seulement que celle des ♀♀) *Clytiophasia dalmatica* (R. D.)

RÉSUMÉ

Mes recherches portant sur des *Phasiinae* souvent très mal connus et observés chez des hôtes en majorité nouveaux, il m'a paru nécessaire de réserver un chapitre spécial à l'étude des espèces ouest-paléarctiques et aux listes de leurs hôtes.

Nombre d'incertitudes ont pesé, jusqu'à ces dernières années, sur la taxinomie de ces *Phasiinae*. Sur les 66 espèces que j'inventorie,

- 4 étaient inconnues (*Hyalomyia Pandelléi*, *Gymnosoma brachypeltae*, *G. dolycoridis*, *G. carpocoridis*);

- 7 décrites par les anciens auteurs avaient été injustement méconnues (*Leucostoma meridiana*, *Cylindromyia robusta*, *C. pilipes*, *C. alpestris*, *Hyalomyia barbifrons*, *Clytiophasia dalmatica*, *Gymnosoma costata*);

- 3 n'étaient connues que par l'un des sexes (*Cylindromyia robusta*, *C. pilipes*, *Hyalomyia barbifrons*);

- 2 n'étaient pas convenablement appariées dans les 2 sexes (*Gymnosoma clavata*, *G. desertorum*);

- 13 étaient confondus entre elles (*Leucostoma analis* et *Leucostoma* sp. 4, *Ecatocypterops intermedia* et *E. cylindrica*; les 7 *Gymnosoma* : *clavata*, *brachypeltae*, *desertorum*, *rotundata*, *dolycoridis*, *carpocoridis* et *costata*; *Ectophasia rostrata* et *E. rubra* [?]);

(¹) Quant à ces deux dernières espèces, j'ai indiqué sommairement les variations des ♂♂ (typiques, subtypiques et gynécomorphes) ce, pour substituer au « Formenkreis » de GRASCHNER (1888) un exposé des faits conforme à l'existence de deux espèces et pour faciliter la détermination rapide (par exemple sur le terrain) de celles-ci.

- 2 ont requis la création de genres nouveaux (*Brumptalophora aurigera*, *Clytiophasia dalmatica*);

- 14 n'étaient pas placés dans le genre convenable (*Medorilla digramma*, *Pseudoleucostoma aurifrons*, *Eulabidogaster selifacies*, *Apostrophus anthophilus*, *Neocyptera auriceps*, *N. interrupta*, *Ecatocypterops inlermedia*, *E. cylindrica*, *Cylindromyia robusta*, *Plesiocyptera rufipes*, *Allophorella aurulans*, *Hyalomyia barbifrons*, *Chryseria hettuo*, *Ectophasia leucoptera*);

- 9 (en plus des 4 nouvelles) étaient ignorées de la faune française même (*Weberia aureovillata*, *Apostrophus anthophilus*, *Ecatocypterops cylindrica*, *Cylindromyia alpestris*, *Hyalomyia barbifrons*, *Ectophasia leucoptera*, *Gymnosoma clavata*, *G. desertorum*, *G. costata*).

Certains des faits taxinomiques énumérés ont été publiés dans mes précédentes Contributions, mais nombre d'autres le sont ici pour la première fois.

Afin de faciliter la détermination de certaines espèces congénères ou très voisines, j'ai donné, dans une section particulière, les clés analytiques des *Dionaea* et affines, des *Leucostoma*, des *Cylindromyia* et affines, des *Weberia* et des *Clytiomyia s. l.*

La validité des espèces que je reconnais ici est souvent attestée - j'y insiste - par d'importants caractères biologiques, dans nombre de cas plus décisifs que les caractères morphologiques. C'est ainsi que les deux espèces d'*Ectophasia*, confondues depuis 1888, diffèrent par leurs œufs, leurs comportements vis-à-vis de l'hôte, et la durée de leurs incubations; de même, les sept espèces de *Gymnosoma*, extérieurement toutes très comparables, ont des œufs, des comportements et des spécificités parasitaires radicalement distincts.

Les listes révisées et complétées des hôtes de 42 de ces espèces, telles qu'elles figurent dans ce même chapitre, résultent de la critique des données des auteurs et d'observations personnelles, issues de la dissection de plus de 23 000 Hétéroptères. Je reconnais 221 couples hôte/parasite; 79 couples (dont un grand nombre confirmé par mes observations) avaient été mentionnés antérieurement par d'autres auteurs, mais 142 (dont 23 publiés dans mes Contributions antérieures et 119 rapportées ici pour la première fois) sont le résultat de mes recherches. Cet apport quantitatif comprend un certain nombre de données plus particulièrement significatives. La découverte de l'hôte Hétéroptère d'une *Weberia* vient à propos infirmer la prétendue carabophagie de ce genre; la découverte des hôtes d'*Allophora hemiptera* comble la seule lacune importante quant aux hôtes des *Allophorina* d'Europe; de nombreux hôtes sont désormais connus pour tous les *Ectophasiini* et notamment pour les nouvelles espèces de *Gymnosoma*; des Hétéroptères, de familles jusqu'alors négligées (*Reduviidae*, *Anthocoridae*, *Lygaeidae*) sont signalés comme hôtes de *Phasiinae*, etc.

Une section spéciale donne la liste des parasites classés d'après les hôtes.

CHAPITRE V

LES PHASIINAE DANS LE MILIEU NATUREL

SOMMAIRE

| | |
|--|-----|
| INTRODUCTION | 134 |
| A - CHOROLOGIE DES <i>Phasiinae</i> PALÉARCTIQUES | 135 |
| 1 - Distribution géographique | 135 |
| 2 - Distribution altitudinale | 142 |
| 3 - Écologie | 144 |
| 4 - Facultés de dispersion | 145 |
| B - COMPORTEMENTS TROPHIQUE ET DE RELATION | 146 |
| 1 - Rythme nycthéral d'activité | 146 |
| 2 - Régime alimentaire | 148 |
| 3 - Comportement de relation | 152 |
| C - PHÉNOLOGIE EN ZONE TEMPÉRÉE | 154 |
| 1 - Insuffisances des données acquises | 154 |
| 2 - Éléments de la phénologie des <i>Phasiinae</i> | 156 |
| 3 - Nombre de générations annuelles | 159 |
| D - COÏNCIDENCE SPATIO-TEMPORELLE AVEC L'HÔTE | 163 |
| 1 - Coïncidence spatiale | 163 |
| 2 - Coïncidence phénologique | 164 |
| E - ABONDANCE DES <i>Phasiinae</i> DANS LA NATURE | 165 |
| 1 - Exemples d'abondance des imagos | 166 |
| 2 - Taux de parasitisme | 167 |
| 3 - Abondance relative des espèces | 170 |
| RÉSUMÉ | 170 |

INTRODUCTION

La connaissance de la biologie imaginale des *Phasiinae* présente, en dehors des faits directement liés à la reproduction ou à la vie parasitaire, le plus grand intérêt pour l'étude ultérieure de celles-ci (cf. Avant-Propos).

Il importe donc d'examiner, tout aussi attentivement que la biologie sexuelle ou larvaire, la distribution spatio-temporelle, le comportement et l'abondance des imagos dans la nature ainsi que les circonstances de leur coïncidence avec l'hôte.

Il serait erroné de croire que ces questions sont depuis longtemps traitées de manière satisfaisante dans les travaux des auteurs. Que des modernes (STACKELBERG 1950, 1953; HERTING 1960) se satisfassent, quant aux distributions géographique et écologique, ou en ce qui concerne le régime alimentaire, de données aussi vagues que ROBINEAU-DESVOIDY (1830, 1863) ou SCHINER (1862) n'a rien d'un fait fortuit. En réalité, les entomologistes du XIX^e siècle nous ont laissé une connaissance très imparfaite de ces questions.

Par ailleurs, elles ne retiennent plus assez, de nos jours, l'attention des chercheurs. Il s'ensuit que nul ne s'est jusqu'ici avisé de réunir les données dispersées de la bibliographie (qui figurent souvent dans les ouvrages non diptérologiques et sont rarement dépouillées dans les revues analytiques), ni de les enrichir d'observations nouvelles systématiquement poursuivies dans la nature.

J'ai personnellement effectué ces deux enquêtes - exploitation de la bibliographie et observations sur le terrain - dont les résultats constituent le présent chapitre.

Il m'a paru indispensable d'étudier tout d'abord la chorologie des *Phasiinae* (y compris leur distribution stationnelle), question qui sera développée (Sect. A) essentiellement en ce qui concerne les espèces paléarctiques considérées comme un exemple.

Les comportements trophique et de relation des imagos (y compris leur rythme nyctéméral d'activité jusqu'alors inconnu) ne seront examinés (Sect. B) que dans la mesure où ils sont communs aux deux sexes, c'est-à-dire à l'exclusion des comportements sexuels (Chap. VI), de ponte (Chap. VII) ou de découverte de l'hôte (Chap. XI).

Anticipant en cela sur les données de chapitres ultérieurs, l'étude de la phénologie des *Phasiinae*, de leur coïncidence avec les Hétéroptères et de leur abondance, doit obligatoirement faire appel à certaines notions concernant la biologie parasitaire et larvaire. J'ai, néanmoins, estimé devoir intégrer les sections correspondantes dans le présent chapitre. Il était, en effet, impossible de dissocier la répartition des *Phasiinae* dans le temps (Phénologie, cf. Sect. C) de leur répartition dans l'espace. Par ailleurs, il ne convenait pas, ayant étudié la distribution spatio-temporelle des *Phasiinae* eux-mêmes, de différer l'examen des effets de cette distribution sur la coïncidence de ces mouches avec leurs hôtes (Sect. D).

Enfin, l'abondance des *Phasiinae*, dont je ne traiterai que sommairement (Sect. E), relevait essentiellement de l'écologie et devait tout naturellement trouver place ici.

Comme les précédentes, ces questions seront examinées à l'aide de données concernant surtout les espèces paléarctiques.

A — CHOROLOGIE DES PHASIINAE PALÉARCTIQUES

1. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Il n'y a pas lieu d'étudier ici le détail de la distribution géographique des espèces, comme je l'ai fait ailleurs pour *Cylindromyia pilipes* ou *Clytiophasia dalmatica* (Contr. XIX, XXI). Mais, en l'absence d'un « Verzeichnis » de la distribution des Tachinaires paléarctiques, qui serait comparable à celui d'OSHANIN (1906-1909) pour les Hétéroptères, j'estime devoir citer les principaux ouvrages renfermant des données faunistiques précises.

Il me paraît, en outre, nécessaire de discuter les deux questions critiques des types de distribution des *Phasiinae* d'Europe et de la prétendue extension d'espèces paléarctiques à d'autres régions.

a — Sources bibliographiques

Vu l'insuffisance des données des ouvrages généraux (par ex. STEIN 1924), il importe, pour connaître la distribution des *Phasiinae* d'Europe et du pourtour de la Méditerranée, de consulter les travaux originaux suivants (sélection par pays) :

Scandinavie. — BONDORFF 1866; TIENSUU 1941 (*Finlande*) — LUNDBECK 1927 (*Danemark*) — SOOT-RYEN 1943; RINODAHL 1944 (*Norvège*) — RINGDAHL 1945 a, b, 1952 (*Suède*).

Europe Septentrionale. — CZWALINA 1893; SPEISER 1903, 1905; KRÖBER 1910, 1932; KRAMER 1911, 1917; RIEDEL 1918-19, 1935; WENGENMAYR 1931; KARL 1937; RAPP 1942; HERTINO 1957 a (*Allemagne s.l.*) — DE MEIJERE 1900; JACOBS 1900; MARÉCHAL 1930, 1931, 1932, 1937; MARÉCHAL & DARIMONT 1936; RIJCKAERT 1949 (*Belgique*) — DE MEIJERE 1907-1950, 1939 (*Pays-Bas*).

Iles Britanniques. — YERBURY 1902; ANDREWS 1914; VAN EMDEN 1954.

Europe Centrale. — SCHINER 1862; PALM 1869; FRITSCH 1875; STROBL 1880, 1893-1910; WERNER 1927 (*Autriche s. str.*) — NOWICKI 1873; MONKO 1957, 1961 a (*Pologne*) — TOURNIER 1889-90 (*Suisse*) — THALHAMMER 1899 (*Hongrie s.l.*) — STROBL 1897; THALHAMMER 1902; ŽUSTER 1927-1953; MOCZAR 1952 (*Roumanie incl. Transylvanie*) — BARTAL 1906 (*Hongrie s. str.*) — KISS & OLASZ 1907; BRANCSIK 1910; JACENTKOVSKÝ 1941 a, b; ČEPELAK 1952, 1955, 1958, 1961 (*Tchécoslovaquie*) — RINODAHL 1957 (*Alpes*).

Russie, Ukraine (et Asie Russe). — A. P. FEDTCHENKO 1868; V. A. FEDTCHENKO 1891, 1892; LOEW 1872; JAROCHEVSKY 1876-1887; BELANOVSKY 1931, 1951; ROHDENDORF 1933, 1947; JACENTKOVSKÝ 1936 d; KAMENKOVA 1956; STACKELBERG 1950, 1953; VIKTOROV & KOZHARINA 1961.

France. — PANDELLÉ 1894; VILLENEUVE 1907, 1911; KUNTZE 1913; VAN GAVER & TIMON-DAVID 1928; WALHRIN 1935; DULAC 1936, 1953; COUPIN 1941; DUPUIS Contr. XI, XII, XIV, XVIII, XIX, XXI, XXIV.

Péninsule Ibérique (et Baléares). — von RÖDER 1884; ARIAS-ENCOBET 1912 a, b; CODINA 1912, 1914, 1915.

Afrique du Nord. — COSTA 1893; FERTON 1911; BECKER & STEIN 1914; BEZZI 1922, 1924; KRUGER 1929; VILLENEUVE 1930 b; SÉGUY 1930 a, b, 1934, 1935, 1941 a, 1949, 1953.

Italie. — RONDANI 1861-1868; BEZZI 1891-1900; BEZZI & DE STEFANI 1897; TUCCIMEI 1911; ZANONERI 1950.

Europe Balkanique. — FRAUENFELD 1856, 1860 (*Dalmatie*) — von RÖDER 1887, 1891 (*Crète, Grèce*) — STROBL 1893 a, 1900, 1904 (*Dalmatie, Bosnie-Herzégovine*) — NEDIALKOV 1912; JACENTKOVSKÝ 1936 c (*Bulgarie*) — BABANOFF 1926 a, 1929 (*Serbie*).

Asie Mineure, Moyen-Orient. — BIGOT 1880; BEZZI 1909; BECKER & STEIN 1913; GADEAU de KERVILLE 1926, 1939.

Iles Atlantides. — BECKER 1908; ENDERLEIN 1929 (*Canaries*) — SÉGUY 1936; TIENSUU 1945 (*Açores*) — TIENSUU 1939 (*Madère*) — HERTING 1958 (*Archipel du Cap Vert*).

b - Types de distribution des Phasiinae d'Europe

Le seul essai relatif aux types de distribution des Phasiinae d'Europe est dû à Mme MONKO (1957 : 368-373) qui reconnaît, dans la faune des Phasiinae de Pologne, les six éléments suivants (nomenclature impliquant un point de vue historique, d'après KOSTROWICKI, 1953) :

— ÉLÉMENT EUROPÉEN (p. 368) avec, pour exemples, *Altophorella obesa*, *Ocypterula pusilla* (carte 1, p. 369), *Cystogaster globosa* et *Heliozeta pellucens*.

Ces exemples ne sont guère heureux, car *O. pusilla* et *H. pellucens* sont souvent mal déterminées par les auteurs. Par ailleurs, *A. obesa* a été signalée d'Afrique du Nord (BEZZI 1909 : 61, 1922 : 137) et *C. globosa* existe en Asie Centrale (Tadjikistan; détermination personnelle de matériaux du Musée Zoologique de Leningrad).

L'auteur cite d'autres espèces en exemple, mais reconnaît (p. 369) que leur distribution est insuffisamment établie.

— ÉLÉMENT EURO-SIBÉRIEN (p. 369) avec deux exemples mal choisis, en raison des confusions fréquentes de déterminations (*Gymnosoma rotundata* s.l. et *Cylindromyia brassicae* s.l.) et trois exemples meilleurs : *Hyalomyia pusilla*, *Leucostoma simplex* et *Besseria melanura*. Il convient de noter que si les trois dernières espèces sont connues jusqu'en Mongolie, les deux premières sont encore signalées d'Afrique du Nord et des Iles Atlantides (BEZZI 1924 : 22 et FERTON 1911 : 369; TIENSUU in FREY 1945 : 110 et HERTING 1958 : 5).

— ÉLÉMENT BORÉAL (p. 370) avec pour seul exemple *Tamiclea celer* (Meigen) qui ne me semble pas un vrai Phasiinae.

— ÉLÉMENT BORÉO-ALPIN (p. 370) avec pour seul exemple *Opesia cana* (Meigen), Phasiinae douteux, rare, trop largement répandu en Allemagne, France, Italie, Tchécoslovaquie, Hongrie, Yougoslavie, Roumanie, Ukraine, etc. pour représenter ce type de distribution.

— ÉLÉMENT PONTIQUE (p. 371) avec pour seul exemple *Cylindromyia brevicornis* (carte 3, p. 372) qui occupe, en fait, une aire extrapontique importante, englobant les Pyrénées et l'Espagne (POULTON 1904 : 644; STEIN 1924 : 175; VILLENEUVE 1931 : 65), l'Italie (BEZZI 1900; 99; ZANOHERI 1950 : 92) et la France (VILLENEUVE 1907 : 16; DULAC 1936 : 79).

— ÉLÉMENT PONTO-MÉDITERRANÉEN (p. 372) avec trois exemples malheureux, *Ecatocypterois intermedia* (conclusion possible avec *E. cylindrica* Baranoff 1929 : 20-21), « *Phasia crassipennis* » (complexe des deux espèces *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*) et *Clytiomyia continua*. Cette dernière, dont la présence en Afrique du Nord est douteuse, ne constitue nullement un élément ponto-méditerranéen. Elle existe en effet en Suède (RINODAHL 1952 : 142-143), en Poméranie (KARL 1937 : 157), en Prusse (RUBSAAMEN 1901 : 104) et dans la région de Moscou (ROHDENDORF 1933 : 118). On la trouve encore en Sibérie occidentale (Ienisseïsk, BECKER 1900 : 46; Tomsk, KHLEBNIKOVA 1927 : 208 [détermination vérifiée sur le matériel original conservé au Musée Zoologique de Léninegrad] et SCHIPOVA 1937 : 223), en Sibérie Orientale (Toungouska supérieure, Irkoutsk, Transbaïkalie occidentale) et en Mongolie (Kentef) (ces dernières localités d'après mes déterminations de matériaux du Musée de Léninegrad).

Abordant la question sans esprit de système, qu'il s'agisse de l'origine des faunes ou de la traduction nomenclatoriale des faits, j'ai jugé indispensable, pour fonder sur des exemples un nouvel essai, de ne considérer que des espèces de distribution suffisamment connue.

Si l'on s'en tient aux données de la bibliographie, seuls répondent à ce desideratum quelques *Phasiinae* dont BELANOVSKY (1951) a évoqué la distribution asiatique, sans erreurs de détermination, d'après des matériaux de musée, et deux parasites d'*Eurygaster integriceps* (*Helomyia lateralis*, *Phasia subcoleoprata*) dont la distribution en Asie Centrale a été précisée par FEDOTOV (1947), RUBTZOVA (1947) et ROHDENDORF (1947).

Fort opportunément, j'ai eu à ma disposition d'importants matériaux asiatiques (libéralement communiqués par A. A. STACKELBERG du Musée Zoologique de Léninegrad (1)) et marocains (élevages grâce à des matériaux envoyés par J. VOEGELÉ). J'ai pu ainsi compléter les renseignements publiés par l'étude de diverses espèces de détermination délicate (*Chryseria helluo*, *Clytiomyia continua*, *Clytiophasia dalmatica*) ou de distribution générale insuffisamment connue (*Cystogaster globosa*, *Gymnosoma clavata*, *Phasia subcoleoprata*).

L'ensemble de ces documents m'a conduit à constater que les *Phasiinae* présents en Europe sont généralement répartis sur plusieurs sous-régions géographiques et que l'étude de leur extension en longitude et en latitude permet de reconnaître entre les espèces des différences significatives.

1° EXTENSION EN LONGITUDE — Les *Phasiinae* présents en Europe et suffisamment connus pour servir d'exemples de distributions offrent quatre types différents d'extension en longitude :

a) Des espèces telles que *Clytiophasia dalmatica* et *Chryseria helluo* sont (d'après des matériaux du Musée de Léninegrad) PRÉSENTES JUSQUE DANS LA PROVINCE MARITIME D'EXTRÊME-ORIENT (Vladivostok, région

(1) BELANOVSKY (1951 : 62, n. 1) souligne la richesse de cette Institution en Tachinaires d'Asie jusqu'à présent non étudiées.

de l'Oussouri) au même titre qu'*Allophora hemiptera* (BELANOVSKY 1951 : 140; Contr. XXI : 74; présente en outre au Kamtchatka, AUBERTIN 1935 : 7) et peut-être *Neocyptera interrupta* (Kamtchatka, AUBERTIN l. c.).

On notera que la distribution actuellement connue d'*A. hemiptera* comporte une lacune entre Caucase et Province maritime (Contr. XXI l. c.), comme c'est le cas pour nombre d'espèces de la zone forestière de l'Eurasie (PLESKE 1930 : 206). Au contraire, *Cl. dalmatica* et *Chr. helluo*, espèces plus méridionales, sont présentes, non seulement au Caucase (Krasnodar) et en Arménie (matériaux d'élevages communiqués par G. A. VIKTOROV), mais encore au Kazakhstan (les deux espèces), dans l'Altai et dans la région d'Irkoutsk (*Chr. helluo*, matériaux de musée), ce qui indique une distribution apparemment continue.

β) De nombreuses espèces NE DÉPASSENT PAS, VERS L'EST, LA MONGOLIE (région d'Urga, chaîne du Kenteï); elles sont présentes sur la Toungouska supérieure, dans la région d'Irkoutsk et en Transbaïkalie. Ce sont, notamment, *Clytiomyia continua* (v. supra; espèce septentrionale, avec peut-être une aire disjointe) et *Chaetocyptera bicolor* (VILLENEUVE 1936 a : 7; espèce méridionale, présente en Asie Centrale - cf. ROHDENDORF 1947 : 82 - à aire vraisemblablement continue). Sous réserve de l'exactitude des déterminations, ce sont encore *Hyalomyia pusilla* (Mongolie : KERTÉSZ in HORVÁTH 1901 : 185; Gobi : BELANOVSKY 1951 : 144), *Leucostoma simplex* (Gobi : BELANOVSKY l. c. : 184), *Stylogymnomyia nitens* (Kenteï : BELANOVSKY l. c. : 161), *Besseria melanura* (Baïkal, Mongolie, Nan-Shan : BELANOVSKY l. c. : 168) et *Cylindromyia brassicaria* (BELANOVSKY l. c. : 176).

γ) D'autres espèces, très répandues au Turkestan russe, n'atteignent pas des régions si orientales et NE DÉPASSENT PAS VERS L'EST LE PAMIR (TADJIKISTAN), LA RSS DE KHIRGIZIE ET L'EST DE LA RSS DU KAZAKHSTAN (Regio Heptapotamica).

Il s'agit d'*Helomyia lateralis* et *Phasia subcoleoprata* (v. supra), de *Cylindromyia pilipes* (cf. Contr. XIX), de *Cystogaster globosa* (v. supra) et de *Gymnosoma clavata* (ROHDENDORF 1947 : 84; de plus, nombreux échantillons de musée provenant du Pamir [Darvaz, Khorog], du Tadjikistan [Stalinabad], du Kazakhstan et de la région d'Alma-Ata!).

δ) Quelques espèces enfin NE DÉPASSENT PAS VERS L'EST, L'OURAL AU NORD OU LE CAUCASE AU SUD. Ce sont *Allophorella obesa*, *Ocypterula pusilla* et *Brumptalophora aurigera*.

2° EXTENSION EN LATITUDE - Les Phasiinae précitées ne présentent pas tous la même extension en latitude, et l'on peut distinguer, à cet égard, trois types différents :

α) Quelques espèces sont SIMULTANÉMENT PRÉSENTES EN AFRIQUE DU NORD ET AUX LATITUDES LES PLUS ÉLEVÉES (v. infra 3) AUXQUELLES ATTEIGNENT LES Phasiinae D'EUROPE. Se trouvent dans ce cas, des espèces existant jusqu'en Mongolie (*Cylindromyia brassicaria*) ou jusqu'au Turkestan (*Phasia subcoleoprata* et *Gymnosoma clavata*, que j'ai toutes deux élevées de punaises du Maroc et qui sont, respectivement, connue en Suède et abondante dans la région de Leningrad) aussi bien que des espèces strictement européennes (*Allophorella obesa*).

J'attire ici l'attention sur le fait que, pour juger de la répartition en latitude des Phasiinae d'Europe, il importe de considérer la faune de la

| EXTENSION EN LATITUDE | EXTENSION EXTRÊME EN LONGITUDE EST | | | |
|---|---|--|--|---|
| | Pacifique | Mongolie | Turkestan occidental | Oural ou Caucase |
| Limite S très élevée en latitude (non pénétration dans les localités xéothermiques). | L'extension orientale de ces espèces est pratiquement inconnue (<i>Ginochira atra</i> , ? <i>Lophasia fasciata</i>) | | | |
| Espèces inconnues au S de la Méditerranée. | MÉSO-EUROPEO-SIBÉRIENNES <i>Allophora hemiptera</i> ? <i>Neocyptera interrapta</i> | MÉSO-EUROPEO-MONGOLES <i>Cyrtomyia continua</i> <i>Besseria melanura</i> <i>Stylogymnomyia nitens</i> | MÉSO-EUROPEO-TURKMÈNES <i>Cylogaster globosa</i> | MÉSO-EUROPEENNES <i>Brumptalophora aurigera</i> <i>Ocyptera pusilla</i> |
| Espèces connues aux plus hautes latitudes comme au S de la Méditerranée. | pas d'exemple | EUROPEO-MONGOLES <i>Cyrtomyia brassicaria</i> <i>Hyalomyia pusilla</i> <i>Leucostena simplex</i> | EUROPEO-TURKMÈNES <i>Gymnosoma clarata</i> <i>Phasia suboleoptera</i> | EUROPEENNES <i>Allophorella obesa</i> |
| Limite N atteignant les localités xéothermiques d'Europe moyenne; espèces connues en Afrique du Nord. | SUD-EUROPEO-SIBÉRIENNES <i>Cyrtophasia dalmatica</i> <i>Chryseria hollus</i> | SUD-EUROPEO-MONGOLES <i>Chaetocyptera bicolor</i> | SUD-EUROPEO-TURKMÈNES <i>Cyrtomyia pilipes</i> <i>Helomyia lateralis</i> | pas d'exemple |
| Limite N coïncidant avec la limite N de la sous-région méditerranéenne. | L'extension orientale de ces espèces est pratiquement inconnue (<i>Eclophasia leucoptera</i> , <i>Ezogaster rufifrons</i>) | | | |

TABLEAU C — TYPES DE DISTRIBUTION DE QUELQUES PHASIINAE PALÉARCTIQUES

Scanie, de la Carélie ou de la région de Léningrad. En effet, en fonction, semble-t-il, d'influences atlantiques s'exerçant variablement sur les espèces, la faune des Iles Britanniques, de l'Ouest de la Scandinavie, du Nord de l'Allemagne et même de la France se trouve très appauvrie en individus, sinon en espèces. Ainsi, *Phasia subcoteoptrata*, présente en Suède et au Maroc, est rare en Allemagne, absente d'Angleterre et de France et n'a été trouvée qu'une fois en Belgique (MARÉCHAL 1931 : 106).

β) De nombreuses espèces ATTEIGNENT AUX LATITUDES SEPTENTRIONALES PRÉCITÉES (avec la même dépression atlantique variable) MAIS FONT DÉFAUT EN AFRIQUE DU NORD et semblent rares dans le sud des péninsules ibérique, italienne et balkanique.

Il s'agit d'espèces existant jusqu'à Vladivostok (*Allophora hemiptera*), jusqu'en Mongolie (*Besseria melanura*, *Stylogynomyia nitens*) ou jusqu'au Turkestan (*Cystogaster globosa*), aussi bien que d'espèces purement européennes (*Ocypterula pusilla*, *Brumplallophora aurigera*). *Clytiomyia continua* qui existe jusqu'en Mongolie se place également ici, dans la mesure où ses records d'Afrique du Nord sont erronés et résultent d'une confusion avec *Clytiophasia dalmatica*.

γ) D'autres espèces, par contre, UNIFORMÉMENT PRÉSENTES DANS TOUTE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE s. str. (Afrique du Nord comprise) N'ATTEIGNENT QU'UNE LIMITE SEPTENTRIONALE ASSEZ BASSE. Cette limite coïncide en Europe avec les localités xéothermiques de France (plus rarement de Belgique), d'Allemagne méridionale, de Basse Autriche, de Tchécoslovaquie, de Pologne méridionale et d'Ukraine subcarpathique (cf. Contr. XIX).

Ces espèces sont, d'autre part, répandues jusqu'à l'Oussouri (*Chryseria helluo*, *Clytiophasia dalmatica*) ou seulement jusqu'en Mongolie (*Chaetoclyptera bicolor*) ou au Turkestan (*Cylindromyia pilipes*, *Helomyia lateralis*).

Certaines espèces, dont je n'ai pas traité en 1^o (car l'on ignore leur extension en longitude) ne dépassent apparemment pas la limite N de la sous-région méditerranéenne s. str.; telles seraient, par exemple, *Ectophasia leucoptera* et *Exogaster rufifrons*.

De même existe-t-il probablement des espèces septentrionales (*Subclytiarolundiventris*, *Cinochira atra*, *Lophosia fasciata*?, *Allophorella aurulans*); leur répartition n'est pas mieux connue.

Par contre, il importe de souligner que l'on ne relève actuellement, chez nos Phasiinae, aucune distribution purement alpine, boréo-alpine, pontique ou atlantique et aucun cas d'endémisme.

Le Tabl. C résume les données précédentes. J'y ai traduit les faits par une nomenclature particulière qui distingue quatre types de distribution en longitude (les mots mêmes indiquent les limites extrêmes d'extension), soient les types *européen* s. str., *européo-turkmène*, *européo-mongol* et *européo-sibérien* (dans cette acception la « Sibérie » s'étend jusqu'au Pacifique). J'ai distingué, en outre, les types de distribution en latitude en affectant les mots précédents d'un préfixe restrictif (*méso-* ou *sud-*) lorsque la répartition correspondante n'englobe pas toutes les latitudes. Les types qui eussent pu exiger l'emploi des préfixes *boréo-* ou *méditerranéo-* ne sont pas traités pour les raisons mentionnées plus haut.

c - Limites de la distribution des *Phasiinae* paléarctiques

Les déterminations de *Phasiinae* non paléarctiques sous des noms d'espèces européennes sont fréquentes dans la bibliographie. Je les accueille avec les plus expresses réserves. En effet, non seulement l'identification d'une *Leucostoma*, d'une *Cylindromyia* ou d'une *Gymnosoma* est chose fort délicate, mais encore les *Phasiinae* d'Europe ne sont pas assez bien connus des Diptéristes des autres parties du Monde. Il importe, en outre, de dénoncer la tendance de certains auteurs à plier la complexité de la nature à leur souci de simplifier les attributions génériques et les diagnoses spécifiques.

J'examinerai rapidement quelques cas dont j'ai eu connaissance :

1° RÉGION ORIENTALE. — Je n'ai pas retenu ci-dessus l'extension — d'ailleurs possible — au Japon et à Formose de certaines espèces paléarctiques (HENNING 1941 : 2, 187-188) de répartition insuffisamment connue ou de détermination difficile.

Par exemple, l'attribution du nom *Gymnosoma rotundata* à un spécimen de Formose n'est pas plus certaine que la mise en synonymie de *G. kuramanum* Matsumura, espèce du Japon, avec *G. rotundata* (TAKANO 1956 : 1690), car l'on a constamment confondu, sous ce dernier nom, 7 espèces paléarctiques différentes.

De même, l'hypothèse selon laquelle *Cylindromyia rufimana* Villeneuve serait une race formosane de *C. brassicaria* (VILLENEUVE 1943 : 144) n'entraîne pas plus de conviction que la mise en synonymie de *Phania sapporensis* Matsumura avec *C. brassicaria* (TAKANO 1956 : 1718), car la séparation des diverses *Cylindromyia s. str.* a échappé à la plupart des auteurs (cf. Contr. XIX).

2° RÉGION ÉTHIOPIENNE. — D'Afrique, ont été mentionnées une « *Gymnosoma rotundata* » (CUTHBERTSON 1941 : 5, CUTHBERTSON & MUNRO 1941 : 93, VAN EMDEN 1944 : 434), ultérieurement décrite comme *G. Emdeni n. sp.* (MESNIL 1950 : 114) et une « *Cylindromyia rufipes* » (MESNIL 1955 : 361). Dans ce second cas, il semble que l'avis de VILLENEUVE (1918 : 504-505, 1936 b : 2), selon lequel *Plesioxyptera nigra* (Villen., ex B.B.) et *Pl. soror* (Wied.) d'Afrique seraient des variétés de *Pl. rufipes* (Mg.), l'ait emporté sur les avis contraires de CURRAN (1934 b) et VAN EMDEN (1944 : 410); toutefois, MESNIL a considéré ultérieurement (1959 : 31) *Pl. soror* comme une espèce autonome.

Un troisième cas est celui de l'espèce *Hyalomyia aethiopica* (Bezzi) mentionnée de Tunisie (MESNIL 1953 : 178); j'ai déjà exprimé mes doutes (Contr. XXI : 73) à ce sujet.

3° RÉGION NÉARCTIQUE. — Bien que TOWNSEND (1916 b) ait à juste titre insisté sur le fait qu'il y a fort peu, sinon pas, d'espèces de Tachinaires communes à l'Europe et à l'Amérique du Nord, l'on trouve dans la bibliographie de la Région Néarctique mention d'une « *Cylindromyia intermedia* Melgen » (ALDRICH 1926 : 12). Il peut d'autant moins s'agir de l'espèce européenne (ce que TOWNSEND 1936 a : 488 indique sans commentaires) que son nom, en Europe même, englobe deux espèces encore mal séparées (BARANOFF 1929 : 20-21, JACENTKOVSKÝ 1936 c : 119) et que les figures d'ALDRICH ne suffisent pas à un rapprochement avec l'une ou l'autre. De plus, les *intermedia s.l.* d'Europe ont une distribution thermophile méridionale, qui ne s'accorde guère avec la répartition de l'espèce d'ALDRICH, du Texas à la Colombie britannique et au Mackenzie (Canada). Il me paraît donc sage de suivre TOWNSEND (l. c.) en nommant l'espèce *Ecatocypterois californica* (Bigot); le « genre » *Thyrocycptera* Enderlein, utilisé par SANJEAN 1956 : 553, ne convient pas car son type est une espèce à trois paires de soies scutellaires (cf. Contr. XIX : 12, n. 8).

4° ESPÈCES « COSMOPOLITES » (1). — Deux *Leucostomatina* d'Europe sont, à la faveur de synonymes plus ou moins abusives, tenus pour cosmopolites. « *Leucostoma simplex* » est signalée d'Amérique du Nord (REINHARD 1956 : 159), d'Australie et des Iles Hawaii (MALLOCH 1930 : 323). « *Leucostoma analis* » (souvent nommée *aterrima*) est mentionnée du Mexique (VAN DER WULF 1890 : 206), des États-Unis (REINHARD 1956 : 160), du Chili (ALDRICH 1934 : 29), d'Afrique (VAN EMDEN 1944 : 394) et des Iles Hawaii (GRIMSHAW 1901 : 20, ALDRICH in SWEZEY 1922 et 1933, ILLINGWORTH 1923 : 269, BRYAN 1934 : 451, ZIMMERMANN 1948 : 45).

Bien que les hôtes de ces *Leucostoma* soient comparables à ceux des espèces paléarctiques en cause, je tiens ces déterminations pour strictement provisoires. En effet, l'identification des *Leucostoma*, même paléarctiques, est trop difficile (cf. Contr. XV) et leur attribution à tel ou tel genre trop discutée (cf. TOWNSEND Man. VII : 193, REINHARD *l.c.*) pour que les données taxinomiques rudimentaires fournies par les auteurs cités autorisent le moindre jugement.

Une autre espèce prétendument répandue dans plusieurs régions biogéographiques serait *Apostrophus anthophilus* dont le nom a été donné à des Diptères du Canada et d'Afrique orientale.

En fait, la détermination d'un *Apostrophus sp.* du Canada, sous le nom d'*A. anthophilus* (GREENE 1934 : 35, 40), ne s'appuie sur aucun argument décisif. Quant à la « *Besseria anthophila* » ♀, signalée d'Afrique orientale, sans aucun détail, par MESNIL (1959 : 31), il pourrait tout simplement s'agir d'*Apostrophus fossulatus* (Bezzi) **nov. comb.** En effet, la *Besseria fossulata* ♂ de Bezzi (1908 : 383) présente le caractère essentiel du genre *Apostrophus* (absence de nervure transverse apicale); elle est, en outre, d'après MESNIL même, bien différente de la « *Besseria fossulata* » ♀ de VAN EMDEN (1944 : 396-397) qui, dépourvue d'éperons à la face ventrale des tergites postérieurs, n'est pas un *Apostrophus*.

2. — DISTRIBUTION ALTITUDINALE

Les captures de *Phasiinae* les plus élevées en altitude sont celles de *Cylindromyia Reinigi* (End.) dans le Pamir, entre 3 900 et 4 150 m (REINIG 1932 : 281, ENDERLEIN 1934 : 132) et d'*Aldrichocyptera alticola* (Aldr.) dans les hautes montagnes du Colorado, à environ 3 300 m (10 856 feet) (ALDRICH 1926 : 17).

En Europe, Asie Centrale et Afrique du Nord, toutes les vallées de l'étage subalpin semblent renfermer, jusque vers 800-900 m, toutes les espèces des plaines voisines. Mais diverses espèces pénètrent dans l'étage forestier et parviennent même jusqu'aux hautes prairies alpines ainsi qu'en témoignent les exemples qui suivent.

a — Europe

En Europe, les espèces suivantes sont signalées aux altitudes extrêmes ci-après :

Cylindromyia alpestris, de 1 200 à 2 500 m, dans les Alpes (BEZZI 1918 : 60);

(1) MACQUART (1847 : 97) signale de Tasmanie une « *Gymnosoma rotundata* », ce qui est dénué de toute vraisemblance.

- Cylindromyia brassicaria*, jusqu'à 1 800 m, en Bulgarie (JACENTKOVSKÝ 1936 c : 119);
- Ectophasia crassipennis* s.l., jusqu'à 1 800 m, en Bulgarie (JACENTKOVSKÝ 1937 : 11, 33) et jusqu'à 1 200 m, dans les Pyrénées-Orientales (XAMBEU 1905 : 186);
- Cylindromyia* sp., de 1 400 à 1 800 m (étage de l'Épicéa et du Mélèze) dans le Massif du Mont Blanc (TIMON-DAVID 1937 : 21);
- Allophora hemiptera*, entre 1 300 et 1 700 m, dans les Pyrénées ariégeoises (TIMON-DAVID 1950 : 17);
- Allophorella obesa*, jusqu'à 1 400 m, en Suisse (RINGDAHL 1957 : 121);
- Cylindromyia brevicornis*, à 4 000 pieds (1 218 m), au Montserrat, en Catalogne (POULTON 1904 : 644);
- Stylogymnomyia nitens* et *Hyalomyia pusilla*, à 1 200 m, à Megève (Haute Savoie) (RINGDAHL 1957 : 121).

J'ai personnellement examiné, de Besse-en-Chandesse (Puy de Dôme), altitude 1 100-1 400 m, des *Dolycoris baccarum*, hôtes de *Cylindromyia brassicaria*, *Helomyia lateralis* et *Gymnosoma clavata*, une *Aelia acuminata* hôte d'*Ectophasia rostrata* et un *Carpocoris pudicus* hôte d'*Ect. rubra*.

b - Afrique du Nord

En Afrique du Nord, quelques espèces sont mentionnées aux altitudes extrêmes ci-après :

- Cylindromyia brassicaria*, jusqu'à 2 500 m, dans le Haut Atlas (SÉGUY 1941 : 33);
- Helomyia lateralis*, de 1 350 à 1 400 m, dans le Moyen Atlas (SÉGUY 1930 a : 141);
- Cylindromyia pilipes*, à 1 400 m, en Kabylie (DUPUIS, Contr. XXI : 72).

J'ai personnellement élevé, d'hôtes récoltés vers 1 800 m, dans le Moyen Atlas (Itzer, Timhadit), *Chryseria helluo*, *Clytiophasia dalmatica*, *Helomyia lateralis*, *Phasia subcoleoprata*, *Gymnosoma clavata*, *Gymnosoma desertorum*, *Gymnosoma dolycoridis* et *Cylindromyia brassicaria*.

c - Asie Centrale

En dehors du cas de *Cylindromyia Reinigi* (v. supra), les seules observations concernant l'Asie Centrale sont celles de RUBTZOV (1947 : 91, 99), qui mentionne, des montagnes du Tadjikistan, *Phasia subcoleoprata*, de 900 à 1 900 m, et *Helomyia lateralis*, jusqu'à 1 600 m, et celles de ФЕДОРОВ (1947 : 50-51) qui signale ces deux espèces, de l'Ouzbekistan, jusqu'à 2 500 m.

J'ai relevé, parmi les matériaux du musée Zoologique de Léninegrad : une *Stylogymnomyia nitens*, récoltée à 3 000 m, aux environs de Stalinalbad (Tadjikistan); de nombreuses *Gymnosoma clavata* prises aux environs de Stalinalbad, à 2 000 m, et de Gafil'abad, à 2 500 m, ainsi que des exemplaires des crêtes du Darvaz et de Khorog (Pamir), sans altitude indiquée; des *Cystogaster globosa* capturés à 1 100 m au Tadjikistan.

Ces indications montrent que de nombreux *Phasiinae* paléarctiques atteignent facilement à des altitudes compatibles avec leur distribution dans des zones semi-arides.

3. — ÉCOLOGIE

a — Répartition selon les zones de végétation

À l'exception des zones arctiques, il existe des *Phasiinae* dans toutes les zones de végétation.

Les captures les plus élevées en latitude sont celle de *Cylindromyia dosiades* (Walker) en Alaska, « almost at the arctic circle on the Yukon » (ALDRICH 1926 : 9) et celle du *Phaniina* déterminé par GREENE (1934 : 35) comme *Apostrophus anthophilus* et provenant d'Aklavik (Canada, North West Territories) au-delà du cercle polaire.

En Europe, l'espèce la plus septentrionale, *Allophorella obesa*, atteint la province de Nörrbotten en Suède (RINGDAHL 1945 : 195), mais diverses autres se rencontrent couramment aux latitudes de 58-62° N, dans ce pays et en Norvège (v. *supra*) (1).

Faute de données détaillées sur les régions de l'Union Soviétique où les zones des forêts de résineux et de feuillus sont le mieux délimitées, il n'est pas possible de préciser la répartition des *Phasiinae* dans ces zones. Les espèces de la zone des forêts s. l. signalées par STACKELBERG (1953 : 303) se rencontrent également dans les zones plus méridionales. La zone de forêts morcelées d'Europe occidentale renferme de quarante à cinquante espèces.

Les steppes d'Asie Centrale (cf. RUBTZOVA 1947, FEDOTOV 1947) et d'Ukraine (cf. BELANOVSKY 1951 : 63), les stations xérothermiques d'Europe moyenne et la région circum-méditerranéenne sont riches en espèces, dont celles mentionnées en 1 b et 2.

Les zones désertiques et subdésertiques, dont STACKELBERG (1948) ne cite aucun *Phasiinae*, comptent un certain nombre de représentants dans les oasis d'Afrique du Nord (cf. BEZZI 1924 : 22; SÉGUY 1930 b; KRUGER 1929), du Moyen-Orient (BECKER & STEIN 1913 : 624) et d'Asie Centrale (KERTÉSZ in HORVÁTH 1901 : 185; diverses *Gymnosoma* des collections du Musée Zoologique de Léninegrad).

Les zones subtropicales, tropicales et équatoriales de l'Ancien et du Nouveau Monde sont habitées par de nombreuses espèces (cf. par exemple, VAN EMDEN 1944 pour l'Afrique, ALDRICH 1905 pour l'Amérique Centrale et TOWNSEND 1927 pour l'Amérique du Sud).

b — Biotopes fréquentés

Afin de compléter les données du Chap. 1 sur la récolte des imagos et d'indiquer les larges possibilités écologiques des *Phasiinae*, je crois utile de préciser les multiples biotopes qu'ils fréquentent dans le paysage rural d'Europe occidentale.

(1) SEDYCH (1962 : 150) signale *Brumplalophora aurigera* de Oukhta (RSS Autonomie des Komi, bassin de la Petchora), soit environ par 63° N.

J'ai relevé, et le plus souvent observé personnellement (d'où le signe !), la fréquentation des formations végétales (spontanées, culturales ou rudérales) suivantes :

- les lisières ! (VILLENEUVE 1907 : 15), coupes ! (UFFEN 1959 : 72), clairières ! (GIRSCHNER 1903 : 252, BIGOT 1959 : 371) et chemins éclairés ! des forêts et bois de feuillus ! et de résineux ! et les abords de penpleraies !
- les haies ! bords et fossés de champs et de routes ! (MONKO 1957 : 357);
- les landes ! bruyères ! (STACKELBERG 1953 : 303), friches siliceuses ! et calcaires ! dunes continentales (ENGEL 1938 : 269, MONKO l.c. : 356) et steppes ! (EGGER 1855 : 75);
- les prairies ! (MONKO l.c. : 357) et pelouses !;
- les abords des grands cours d'eau ! (STROBL 1897 : 38), mais aussi des ruisseaux ! canaux ! mares ! et sources (ŞUSTER 1929 a : 207);
- les marais ! et tourbières acides ! ou baselines (PALM 1869 : 398, 442, RINGDAHL 1950 : 117, MONKO l.c. : 357);
- les dunes littorales ! (RIEDEL 1899 : 277, KROGERUS 1932 : 119) et marais salants !;
- les lieux incultes, carrières ! abords de voies ferrées ! et décharges !;
- les cultures plus ou moins bien entretenues et envahies d'adventices : vignes (BEZZI 1925 b : 305), potagers ! luzernières ! moissons maigres ! pépinières ! vergers ! (ŞUSTER l.c. : 219).

Tous les milieux cités peuvent différer profondément par leur altitude, leur humidité, leur sol et leur végétation de base. Ils présentent en commun la possibilité d'une bonne insolation (les parcelles forestières homogènes en sont exclues) et d'un renouvellement, de saison en saison, de la végétation florale. Il s'agit, le plus souvent, de *biotopes de transition* dans l'espace (lisières) ou dans le temps (coupes, friches). On trouvera d'autres données dans les exposés surtout énumératifs de ŞUSTER (1929 a), JACENTKOVSKY (1933 à 1944) et MONKO (1957).

L'écologie (hôte, nourriture, cycle nyctéméral) des *Phasiinae* dans les milieux climatiques naturels est totalement inconnue. STACKELBERG (1950 : 207) estime que les *Phasiinae* réalisent leur complet épanouissement dans la zone des steppes; EGGER (1855 : 75) avait fait des récoltes intéressantes dans la steppe du lac de Neusiedl (Autriche); FEDOTOV (1947 : 50) a rencontré des *Phasiinae* dans les montagnes du Kashka-Daria; aucun de ces auteurs n'a cependant précisé la biologie de ces mouches en ces milieux.

4. — FACULTÉS DE DISPERSION

TAYLOR (1945 : 12 du sep.) et FEDOTOV (1947 : 51) tiennent les *Phasiinae* pour de mauvais voiliers, incapables de longs trajets et dont les hôtes représenteraient le véhicule essentiel.

Il est impossible de se prononcer objectivement sur la qualité du vol des *Phasiinae* d'après les observations d'auteurs dont l'appréciation personnelle diffère parfois du tout au tout. Par exemple, *Allophora hemiptera* est, selon PANZER (1800 b, pl. 13-14, sub. nom. *subcoleoprata*), un « animal inquietum, agile, ocyssime volitans » et, pour ŞUSTER (1929 a : 230), un « insecte à vol lourd » !

Des comparaisons effectuées sur le terrain par un même observateur seraient plus intéressantes, car tous les *Phasiinae* ne se ressemblent certainement pas, sous ce rapport : il est plus aisé, par exemple, de capturer une *Ectophasia* ou une *Gymnosoma* qu'une *Leucostoma* ou une *Chaetocyptera bicolor*.

Cependant ces observations ne renseigneraient pas sur le vol des *Phasiinae* par rapport à celui d'autres Diptères, pas plus que les mesures (surface portante et poids d'*Allophorella obesa* ♀) de ROHDENDORF (1951 : 120, 1959 : 294) ne constituent des éléments d'appréciation suffisants.

Mais, à défaut de me prononcer directement sur la qualité du vol des *Phasiinae*, je crois pouvoir me ranger à l'avis de ФЕДОТОВ en considérant le cantonnement des *Phasiinae* dans leurs biotopes. Effectuant, depuis plusieurs années, à Richelieu, des récoltes quotidiennes dans des stations de quelques arcs, bien délimitées, d'après un parcours toujours identique, j'ai remarqué que, dans certaines stations, les *Leucostoma* et *Cylindromyia pilipes* se trouvent surtout à une extrémité de la station et peu à l'autre, ou encore, que les *Hyalomyia* et *Allophorella* ne se prennent pas aussi nombreuses à l'endroit où les *Ectophasia* sont les plus abondantes. Ceci me suggère qu'une importante proportion des individus de *Phasiinae* parviennent à l'état d'imagos, s'alimentent, se reposent et — si le biotope s'y prête — se reproduisent dans un espace de quelques arcs. Ce cantonnement, rendu possible par l'absence de toute spécificité florale, explique d'ailleurs l'abondance microlocale de certaines espèces (cf. Sect. E). Il implique une capacité de vol lointain assez faible et telle que le brassage des populations et la dispersion des espèces dépendent surtout du transport de leurs larves par les hôtes; ce point était, avec d'autres prémisses, la conclusion même de ФЕДОТОВ.

B — COMPORTEMENTS TROPHIQUE ET DE RELATION

1. — RYTHME NYCTHÉMÉRAL D'ACTIVITÉ

a — Activité diurne

L'on admet classiquement (cf. HERTING 1960 : 28) que, chez les Tachinaires, la « tageszeitliche Aktivität zeigt bei heiterem, trockenem Sommerwetter zwei ausgeprägte Maxima, das eine vormittags etwa von 8-11 Uhr, das andere am Nachmittag von 15-17 Uhr, die heißen Tagesstunden werden von den meisten Tachinen gemieden ».

Les *Phasiinae* représentent cependant une exception que BELANOVSKY (1951 : 35) a déjà remarquée. D'après mes observations et récoltes de *Phasiinae* dans la nature, il m'apparaît en effet que l'abondance et l'activité de ces mouches ne subissent aucune baisse aux heures les plus chaudes de la journée, même en juillet et en août, et que ces Diptères ne se rencontrent guère sur les fleurs avant au moins 10 h (heure française d'été) (1). Il s'agit

(1) LABOULBÈNE (1884 : 18) signale *Brummallophora aurigera* en fin septembre-début octobre, de midi à 15 h, « rarement plus tôt ou plus tard ».

apparemment des plus héliophiles des Tachinaires, ce qui s'accorde parfaitement avec les biotopes et les fleurs qu'ils fréquentent.

Corrolairement, on ne trouve guère les Phasiinae sur les fleurs par temps pluvieux ou très couvert, sinon accidentellement (cf. ŠUSTER 1929a : 114, 218 et 1939 : 426 et quelques captures personnelles par temps orageux variable).

Pour la même raison, il s'agit d'insectes essentiellement diurnes, contrairement, par exemple, à nombre de Dexiinae qui sont crépusculaires; toutes les espèces que j'ai observées gagnent leurs supports de repos nocturne avant le coucher du soleil.

Les quelques captures au piège lumineux citées par les auteurs (TOWNSEND 1908 : 77; BELANOVSKY 1951 : 35, 140, 172; CUMBER & HARRISSON 1959 : 239) ont un caractère artificiel évident.

Mes observations contredisent, dans une certaine mesure, les données de RUBTZOVA (1947 : 91, 93, 99). Selon cet auteur, *Phasia subcoleoprata* et *Helomyia lateralis*, se tenant à l'ombre au milieu de la journée pour être surtout actives le matin et le soir, présenteraient un rythme d'activité parallèle à celui de leur hôte, *Eurygaster integriceps*. Sans préjuger de l'extrême facilité avec laquelle RUBTZOVA admet l'adaptation de ces deux espèces à cet Héteroptère (qui n'est nullement leur seul hôte), on retiendra que, dans le cas particulier, ses données concernent apparemment l'activité de recherche de l'hôte, à l'exclusion de l'activité proprement végétative des mouches.

J'interpréterai de même les dires de KAMENKOVA (1956 : 330), selon qui *Cylindromyia brassicaria* serait particulièrement active en début de matinée et en fin de journée.

b - Repos nocturne

Les supports de repos nocturne des Phasiinae - qu'aucun auteur n'a mentionnés - sont parfaitement définis. Il s'agit dans les biotopes mêmes où ces mouches exercent leur activité trophique, des sommets des tiges passées et des fruits secs de plantes dressées très diverses. J'ai noté, parmi celles-ci (à Richelieu et dans la Région Parisienne); *Senecio* sp. pl., *Pastinaca* sp., *Daucus carota*, *Crepis* sp., *Lactuca* sp., *Sonchus* sp., *Torilis anthriscus*, *Agrimonia eupatoria*, *Campanula* sp., *Artemisia* sp., *Tragopogon* sp., *Rumex conglomeratus*, *Cirsium palustre*, et, plus rarement : *Plantago* sp., *Phloem* sp., *Erigeron canadense*, *Inula* sp., *Sinapis* sp., *Medicago sativa*, *Echium vulgare*, *Lamproloma communis*, *Sarothamnus scoparius*, *Hieracium* sp., *Solidago virga-aurea*, *Hypericum* sp., *Scabiosa* sp., *Polygonum dumetorum*, *Chenopodium hybridum*, *Lithospermum officinale*, *Verbena officinalis*...

Quelle que soit la hauteur de la plante (de 20 à 150 cm), les mouches se tiennent au sommet des tiges, ce qui résulte probablement de la façon dont elles y arrivent (v. *infra*). L'installation sur ces supports à lieu dans l'heure qui précède le coucher du soleil; après quelques changements éventuels de support, les mouches se tiennent parfaitement immobiles, dans des attitudes caractéristiques (v. *infra*) et on les retrouve le matin, couvertes de rosée, dans la même position, sur les mêmes plantes.

J'ai souvent observé, en septembre, à Richelieu, sur quelques dizaines de tiges passées de *Senecio jacobaea*, de véritables foules des deux sexes

de plusieurs espèces (*Hyalomyia pusilla*, *Allophorella obesa*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra*, *Cylindromyia brassicaria*, *C. pilipes*, *Leucostoma meridiana*, *L. simplex*, *Gymnosoma dolycoridis*, *G. clavata*, etc.).

Ces rassemblements n'ont probablement aucune signification sociale, ni sexuelle (car je n'ai rencontré que deux fois des *Gymnosoma* en *amplexus* sur ces supports au couchant et l'accouplement se produit en d'autres circonstances, cf. Chap. VI).

Des centaines d'observations m'ayant toujours montré que les *Phasiinae*, y compris *Helomyia lateralis*, « dorment » au sommet des végétaux secs, l'affirmation de RUBTZOVA (*l. c.*) selon laquelle cette espèce et *Phasia subcoleoprata* passent la nuit à la base des plantes, appelle, à mon avis, une vérification.

Je dois indiquer que les végétaux secs sont utilisés également par mauvais temps — par exemple par grand vent — et que, souvent, en début de saison (avril), ils représentent les substrats les plus propices à la capture des imagos. Il s'agit, d'ailleurs, de supports de repos au sens le plus large, et non point seulement de « dortoirs » ou de « refuges », car il n'est pas rare d'y rencontrer, *en plein soleil*, au milieu du jour, et dans l'attitude même du repos, des individus des espèces les plus diverses, dont d'autres individus sont alors en pleine activité sur les fleurs.

2. — RÉGIME ALIMENTAIRE

a — Besoins alimentaires

Les Tachinaires adultes ont besoin d'eau (FINCK 1939 : 121) et d'hydrates de carbone, comme le prouve la longévité plus élevée *in vitro* des individus nourris avec une solution sucrée (TOTHILL & collab. 1930 : 194; ZOEBELEIN 1956 : 411-412). Les observations des auteurs qui ont obtenu une appréciable longévité des imagos de *Phasiinae* (v. Sect. C) et toutes les miennes, confirment le fait pour ce groupe.

De même que chez les autres Diptères (HOCKING 1953 : 288), ces aliments servent probablement ici à la satisfaction des besoins énergétiques; ils seraient en outre utiles à la production d'œufs en nombre bien supérieur à celui qu'on observe dans les ovaires lors de l'émergence imaginale (v. Chap. VI).

L'aliment azoté ne paraît pas indispensable, car les réserves grasses lors de l'émergence imaginale sont très importantes. De plus, que ce soit chez le *Phasiinae* *Trichopoda pennipes* (DRAKE 1920 : 70) ou chez d'autres Tachinaires (ALLEN 1926 : 425; HERTING 1960 : 29), les auteurs n'ont pas trouvé de grains de pollen dans le tube digestif de ces mouches. Selon le botaniste WITTROCK (1897 : 20), un *Phasiinae*, *Cylindromyia brassicaria*, serait un « voleur de pollen », capable d'utiliser, pour prélever celui-ci, les trous percés par les Hyménoptères dans l'éperon des corolles de *Viola tricolor* L.; même si le Diptère en question a été convenablement déterminé, le comportement observé n'est en aucun cas la règle chez les *Phasiinae*.

Je me bornerai donc ci-après à l'étude des sources d'aliments sucrés.

b - Alimentation extraflorale et floricole

Dans la nature, les Tachinaires adultes trouvent leur aliment sucré dans les sécrétions des nectaires floraux dont HOCKING (1953) a donné un excellent aperçu. Mais certaines exploitent également les miellats des Aphides et des Coccides, les nectaires extrafloraux des tiges de Légumineuses et des feuilles d'arbres fruitiers, les sécrétions de quelques rouilles, les sphacélies des *Claviceps* et les exsudations de sève des arbres.

On trouvera des exemples précis de ces divers cas dans les travaux de RATHAY (1882), HETSCHKO (1908), WILSON (1926), LIEBERMANN (1925), FINCK (1939) et ZOEBELEIN (1956) pour l'Europe. On consultera CUTHBERTSON (1936, 1937, 1938, 1939) pour l'Afrique du Sud, ALLEN (1925, 1929) pour l'Amérique du Nord, et CLAUSEN & collab. (1927) pour l'Asie.

La fréquentation des fleurs par les insectes en général constitue le thème de quantité de publications consacrées à l'entomogamie et aux spéculations sur les adaptations florales correspondantes (cf. JAEGER 1957); au contraire, les sources extraflorales de l'alimentation des Diptères n'ont donné lieu qu'à peu d'observations. Il est donc difficile de préciser le degré de spécialisation morphologique ou écologique des diverses Tachinaires vis à vis de telle ou telle source de nourriture.

Pour ALLEN (1929 : 680), partisan de la *spécialisation morphologique*, « *Tachinidae* may be divided roughly into two classes on the basis of the food habits of the adult. The first includes those species which habitually visit flowers, and the second includes those which feed at non-floral nectaries or on deposits of honeydew. The difference of habit is associated with a difference in the structure of the proboscis. The habitual flower feeder has a slender, strongly chitinized, elongate proboscis with a small labella at the tip, well adapted for reaching deeply seated secretions of nectar in flowers. The honeydew and surface-nectary feeder, on the other hand, has a short, stout, more flexible proboscis with a large, fleshy labella, better adapted to feeding from exposed surfaces, but very poorly adapted to sucking nectar from flowers, except in species in which the floral nectaries are poorly protected ».

A l'appui de cette opinion, l'auteur donne un tableau de ses observations personnelles montrant que 1° sur 18 espèces à proboscis plus long que la hauteur de la tête, 13 sont uniquement floricoles et 5 ont des habitudes mixtes; 2° sur 9 espèces à proboscis moyen, 4 sont floricoles, 2 ont des habitudes mixtes et 3 des habitudes extraflorales; 3° sur 24 espèces à proboscis court, une seule est floricole, 7 ont des habitudes mixtes et 16 des habitudes entièrement extraflorales.

La classification des habitudes alimentaires des Tachinaires en fonction de l'écologie de ces mouches ne manquerait certainement pas d'intérêt, étant donné que la production des miellats semble essentiellement forestière (cf. ZOEBELEIN 1956), tandis que celle des nectaires floraux paraît surtout extra-forestière (cf. HOCKING 1953 : 253).

Je ne crois pas que l'on se soit jamais soucié de cette question et, dans la mesure où il convient de pouvoir situer rapidement des Tachinaires quant à leurs adaptations trophiques, on devra donc, pour le moment, suivre ALLEN.

Sans aucune ambiguïté, les PHASIINAE sont des floricoles à long rostre.

En premier lieu, tous les Phasiinae nord-américains de diverses tribus cités par ALLEN entrent dans sa catégorie des Tachinaires à proboscis long et toutes les espèces paléarctiques leur sont, à mon avis, parfaitement comparables.

En deuxième lieu, la distinction de HERTING (1960 : 29), selon laquelle les *Cylindromyia* sont les seuls Phasiinae à rostre assez long pour fréquenter les corolles profondes (*Mentha*, *Thymus*, *Origanum*, *Solidago*, etc.) est démentie par les faits. On connaît, par exemple, rien qu'en Europe, la fréquentation des fleurs de *Mentha* par *Gymnosoma* sp. (WERNER 1927 : 88, JACENTKOVSKY 1936 c, tabl. I, 1937 b : 34, 1941 a : 34), *Leucostoma analis* et *Wahlbergia dimidiata* (JACENTKOVSKY 1936 c : l. c.), *Allophora hemiptera* (BEZZI 1900 : 109), *Clytiomyia cœlina* (BEZZI 1893 : 85) et *Brumptalophora aurigera* (ČIŽEK 1906 : 220); l'on pourrait aisément citer d'autres espèces pour les autres fleurs en cause.

En troisième lieu enfin, l'alimentation extraflorale semble très exceptionnelle chez les Phasiinae. En effet, il existe plusieurs centaines de mentions de visites florales par ces mouches, mais je ne connais que les quelques observations ci-après de visites extraflorales de la part de Phasiinae, par ailleurs floricoles très réguliers :

- *Cylindromyia brassicaria* suçant les nectaires extrafloraux de *Vicia sativa* L. (HETSCHKO 1908 : 301) ou venant « au miel » (na miód) sur des feuilles de *Cirsium oleraceum* (JAROCHEVSKY 1911 : 68);

- *Gymnosoma fuliginosa* R.D. léchant les nectaires extrafloraux de *Cajanus indicus*; *Phoranthella calyptata* Coq. et *Ph. occidentis* Walk. se nourrissant de miellat (ALLEN 1929, tabl. I, p. 678);

- *Polistiopsis* sp. rencontré une fois « sucking sweat exudation from the naked back of an Indian in eastern Peru » (TOWNSEND, Man. III : 68);

- *Hemmya diabolus* (Wied.) « on human dung » (VAN EMDEN 1944 : 400);

- *Dianaea fœcipata*, *Cylindromyia brassicaria* et *Gymnosoma rotundata* se nourrissant de miellat (ZOEBELEIN 1956 : 392-393).

c - Absence de spécificité florale

Influencés peut-être par les données des Hyménoptéristes sur les Apides mono-, oligo- et polytrophiques (LOEW 1886, ROBERTSON 1925, GRANT 1950, LINSLEY & Mc SWAIN 1958), divers auteurs ont admis une certaine spécificité florale des Phasiinae. Selon GIRSCHNER (1886 : 2 et 106), par exemple, *Allophorella obesa* se trouverait rarement ailleurs que sur *Achillea millefolium*. RIEDEL (1906 : 104) pense que *Besseria melanura* est liée à *Matricaria chamamilla*. Pour ŠUSTER (1929 a : 174), « toutes les espèces du genre *Ocyptera* [i. e. *Cylindromyia*] ne se posent que sur deux plantes : *Daucus carota* et *Achillea millefolium* ». D'autres auteurs ne citent, comme plantes-nourricières des Phasiinae, que les Composés et les Umbellifères. STACKELBERG, enfin, (1950 : 207, 1953 : 303) n'indique que leurs visites florales sur les Umbellifères et Composés blanches.

Sans nier la possibilité d'un certain conditionnement, local et temporaire, d'une espèce de Mouche pour une espèce florale abondante en un lieu et instant donnés, il faut reconnaître que ces opinions résultent d'une information insuffisante.

Je ne puis donner ici les listes, souvent fort longues, des fleurs fréquentées par les diverses espèces de *Phasiinae*, ni les références aux nombreux documents diptérologiques, faunistiques ou botaniques permettant de les établir (*). Je suis cependant en mesure d'affirmer que ces Diptères fréquentent, en réalité, des fleurs de toutes couleurs, appartenant aux familles les plus diverses. Voici, d'après les observations des auteurs et celles que j'ai effectuées, la liste des familles(**) et genres de plantes indigènes et introduites dont les *Phasiinae* d'Europe visitent les fleurs :

ARALIACÉES (*Hedera*) – ASCLÉPIADÉES (*Aselepias*, *Vincetoxicum*) – BERBERIDÉES (*Berberis*) – BORRAGINÉES (*Myosotis*) – CAMPANULACÉES (*Jasione*) – CAPRIFOLIACÉES (*Sambucus*, *Lonicera*) – CARYOPHYLLACÉES (*Cerastium*, *Moehringia*, *Stellaria*) – COMPOSÉES (*Achillea*, *Anthemis*, *Aster*, *Bellis*, *Chrysanthemum*, *Cirsium*, *Eupatorium*, *Gnaphalium*, *Hieracium*, *Hypochaeris*, *Leonodon*, *Matricaria*, *Pulicaria*, *Senecio*, *Solidago*, *Sonchus*, *Stenactis*, *Tanacetum*, *Taraxacum*) – CRASSULACÉES, (*Sedum*) – CRUCIFÈRES (*Cakile*, *Nasturtium*) – DIPSACÉES (*Knautia*, *Scabiosa*) – DROSÉRACÉES (*Parnassia*) – EUPHORBIACÉES (*Euphorbia*) – LABIÉES (*Lavandula*, *Mentha*, *Origanum*, *Thymus*) – LILIACÉES (*Allium*, *Camassia*) – OLÉACÉES (*Ligustrum*) – OMBELLIFÈRES (*Aegopodium*, *Aethusa*, *Anethum*, *Angelica*, *Anthriscus*, *Bupleurum*, *Carum*, *Chaerophyllum*, *Conium*, *Daucus*, *Eryngium*, *Foeniculum*, *Perulago*, *Heracleum*, *Laserpitium*, *Oenanthe*, *Orlaya*, *Pastinaca*, *Petroselinum*, *Peucedanum*, *Pimpinella*, *Sanicula*, *Seseli*, *Sium*, *Tordilium*, *Torylis*) – PAPILIONACÉES (*Trifolium*) – POLYGONACÉES (*Fagopyrum*) – RENONCULACÉES (*Caltha*, *Ranunculus*) – RÉSÉDACÉES (*Reseda*) – RHAMNACÉES (*Rhamnus*) – ROSACÉES (*Crataegus*, *Geum*, *Potentilla*, *Prunus*, *Rubus*, *Sorbus*, *Spiraea*) – SALICINÉES (*Salix*) – SCROFULARIACÉES (*Veronica*) – VALÉRIANACÉES (*Valeriana*) – VERBÉNACÉES (*Verbena*).

Au vu de cette diversité, et sans recourir aux données sur les *Phasiinae* non paléarctiques (cf. ROBERTSON 1889-1898, TOWNSEND Man. XII : 247-255, MONTGOMERY 1958), on admettra aisément, conformément à une remarque générale de PARMENTER (1950 : 107), que les facteurs qui déterminent ces Diptères dans leur « choix » floral en un temps et lieu donnés sont, tout simplement, la succession chronologique des floraisons et l'abondance locale relative des végétaux correspondants(**).

Il s'ensuit, en pratique, que la récolte des *Phasiinae* sur les plantes s'effectuera au gré des floraisons des plus répandues de celles-ci. En France, par exemple, on chassera, d'avril à août, successivement sur *Euphorbia cyparissias*, *Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum temulum*, *Aegopodium podagraria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Torylis anthriscus*, *Origanum vulgare*, *Heracleum sphondylium*, *Eryngium campestre*, *Pastinaca sativa*. Au début du printemps, lorsque les fleurs sont encore rares, on examinera avec profit les végétaux de repos (v. 1b supra); en septembre-octobre, les

(*) On consultera, entre autres, KNUTH (1898-1905) et JACENTKOVSKÝ (1932-1941).

(**) Malgré l'intérêt qu'ont depuis longtemps suscité les insectes orchidophiles, je n'ai pas trouvé de mention de visite de *Phasiinae* sur les fleurs d'Orchidées. Je crois donc utile de signaler que j'ai observé une *Gymnosoma* sp. ♀ (du groupe *coloratae*) de collection (environs du lac Dzhhilikul', basse Vakhsh, Tadjikistan méridional, GOUSSAKOVSKY leg., 13.VII.1941) portant fixée à la trompe une pollinie d'Orchidée.

(*) Ce serait donc, à mon sens, une erreur que de vouloir définir des « associations » à fleurs et mouches semblables à celles de KEMPNY (1958) pour les Syrphides.

espèces à floraisons multiples ou prolongées (*Senecio jacobaea*, *Daucus carota*, *Achillea millefolium*, *Matricaria inodora*) ainsi que diverses plantes introduites ou adventices (*Solidago*, *Aster*, etc.) donneront de bons résultats.

A titre d'exemple concernant le Nouveau Monde, on consultera la liste des plantes visitées par *Trichopoda pennipes* et classées par DRAKE (1920 : 69) en fonction de leurs dates de floraison.

3. — COMPORTEMENT DE RELATION

a - Attitudes

Selon que les *Phasiinae* s'alimentent sur les fleurs, se tiennent sur leurs supports de repos ou stationnent temporairement sur un substrat quelconque, j'ai observé trois types différents d'attitudes communes aux deux sexes.

1^o ATTITUDE D'ALIMENTATION - L'attitude d'alimentation - la seule jusqu'alors décrite - s'observe lorsque les imagos de *Phasiinae* hument sur les fleurs. Elle est caractérisée par la position des ailes *perpendiculaires au corps* et découvrant l'abdomen et les cuillerons (cf. SCHINER 1862 : 399, 412, 418; STACKELBERG 1950 : 207). Les ailes ainsi largement écartées des côtés du corps présentent, en outre, une torsion de leur bord costal, ce qui les place dans un plan vertical par rapport à l'insecte. Aussi longtemps qu'une mouche reste sur une inflorescence donnée, par exemple d'Ombellifère ou de Composée - de quelques secondes à une minute et demie d'après mes observations sur les *Ectophasia* - elle conserve, tout en passant d'une fleur à l'autre, la même attitude caractéristique. Cette attitude me semble commune à tous les *Phasiinae*, car je l'ai observée chez toutes les espèces que j'ai récoltées dans la nature, à quelque tribu qu'elles appartiennent.

Elle présente une variante, dans les genres *Cylindromyia*, *Neocyptera* et *Chaetocyptera*. Ces insectes, obliques sur leur substrat plutôt qu'horizontaux, écartent leurs ailes comme précédemment mais relèvent dorsalement l'extrémité de leur long abdomen (cf. SCHINER l. c. : 412).

2^o ATTITUDE DE STATIONNEMENT TEMPORAIRE - Dans l'attitude de stationnement temporaire, la mouche reposant horizontalement, par ses six pattes, sur son substrat sans y être accrochée, présente ses ailes repliées sur les côtés et son abdomen horizontal. Les photographies D de BEARD (1940, pl. I) montrent deux *Trichopoda pennipes* dans cette attitude.

Ce n'est pas une attitude d'insolation, car je l'ai observée aussi bien chez des *Gymnosoma dolycoridis* posées en plein soleil, sur des feuilles de *Verbascum*, que chez des *G. rotundata* évoluant dans un feuillage moins illuminé de *Solidago*.

3^o ATTITUDE DE REPOS - Sur les supports de repos mentionnés précédemment, les imagos de la plupart des *Phasiinae* se tiennent les ailes fermées, l'abdomen légèrement rabattu vers le bas, solidement accrochés, très souvent la tête en bas, au haut des tiges qui leur servent de substrat.

Les individus des genres *Cylindromyia* et affines présentent cependant une attitude de repos particulière. Ils se tiennent, sur les mêmes supports,

dressés sur leurs longues pattes, les ailes perpendiculaires au corps (mais dans un plan horizontal par rapport à celui-ci), l'apex de l'abdomen redressé par rapport au thorax. Ils peuvent être accrochés verticalement, tête en haut ou en bas, ou horizontalement, dos en haut ou en bas.

Les attitudes en question sont parfaitement normales : les individus capturés en position de repos peuvent vivre longtemps après, s'alimenter et pondre. Cette précision est utile car j'ai observé des positions semblables chez des Syrphides victimes d'une mycose.

b - Déplacements

Les déplacements des *Phasiinae*, sans rapport avec la reproduction, diffèrent par leur portée courte ou moyenne; les prétendues « danses » de certaines espèces restent à démontrer.

1^o DÉPLACEMENTS DE PORTÉE COURTE - Les déplacements de portée courte s'effectuent sur une même inflorescence ou dans un feuillage et sont caractérisés par le fait que les mouches ne s'envolent pas au-dessus de la plante considérée.

Le passage d'une fleur à l'autre sur une inflorescence est un mouvement rapide de marche souvent latérale, sans modifications de la position des ailes; le passage d'une inflorescence à l'autre (comportement d'alimentation) ou d'une feuille à l'autre (stationnements successifs) sur une même plante, est un vol ou un bond de quelques centimètres à quelques décimètres, les *Phasiinae*, lorsqu'ils s'alimentent, ne progressant pas le long des tiges.

2^o DÉPLACEMENTS DE PORTÉE MOYENNE - Les déplacements de portée moyenne concernent le passage d'une inflorescence à une autre, d'une inflorescence à un support de repos, ou le passage au couchant d'un support de repos à un autre; ils peuvent atteindre de quelques décimètres à quelques mètres et sont caractérisés par le fait que les mouches s'élèvent alors bien au-dessus des plantes. Avec quelque habitude, certains de ces déplacements peuvent être suivis à la vue.

Le vol au-dessus des plantes d'une part et l'absence de progression le long des tiges d'autre part, expliquent pourquoi les *Phasiinae* au repos se trouvent au haut des tiges de végétaux, là-même où ils ont pris contact avec eux. Cette observation de l'arrivée, par le haut, sur les supports de repos est facile au couchant, dans les stations riches en *Phasiinae* : on constate que la mouche, avant de se poser, effectue au-dessus de la plante un vol au point fixe de quelques instants.

3^o LES PRÉTENDUES « DANSES » - ROBINEAU-DESVOIDY (1830 : 24, 282 et 1863 : 198) est le seul auteur à avoir mentionné des danses aériennes. « Chez les Phasiennes - dit-il - les grandes espèces alment, sous un pur rayon de soleil, à étaler leur belle parure sur le disque bombé d'une ombelle et à s'y promener avec une sorte d'affectation; mais les races plus petites ont d'autres mœurs; elles ont des habitudes aériennes. Semblables au *Musca chorea* de FABRICIUS, elles exécutent des danses diversifiées à l'infini. Sous les rameaux d'un vieux chêne, au-dessous de l'allée ombragée d'un bois et vers l'heure de midi, elles se réunissent souvent en assez grand nombre et forment les colonnes ascendantes et descendantes d'une danse qui, sous le rapport de la vivacité, de la prestesse des mouvements et de l'exactitude des manœuvres n'est pas sans intérêt pour l'œil de l'observateur ».

En dépit de l'admiration de MESNIL (1939 : 56) pour ce morceau d'anthologie et malgré quelques milliers de captures personnelles, il ne m'a jamais été donné d'assister à ce spectacle déjà mis en doute par SCHNER (1862 : 402). Nul auleur du reste n'a, depuis, avancé semblable observation (si ce n'est CUTHBERTSON [1939 : 148] pour *Paratamicea pallida* Vill. qui n'appartient pas aux *Phasiinae*) et GRUHL (1916) ne mentionne rien de ce genre dans son étude des « Dipterentänze ».

Étant donné que les conditions invoquées par ROBINEAU sont contraires à l'écologie des *Phasiinae*, je ne pense pas que son observation se rapporte à des mouches de cette sous-famille. De fait, ses dires ne concernent que deux de ses « *Hyatomyia* » à peu près non identifiables (*H. corrina* et *H. pusilla*, 1863 : 266, 267), ou encore des « *Clytias* » (1830 : 24) qu'il n'a pas voulu « troubler » ce qui rend leur détermination bien douteuse.

C — PHÉNOLOGIE EN ZONE TEMPÉRÉE

Dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord, les imagos de *Phasiinae* se rencontrent dans la nature durant la totalité de la période de végétation. Dans la Région Parisienne, j'ai effectué des captures du 15 avril au 23 octobre.

Étant donné l'assez faible longévité des imagos dans la nature, ceci implique la succession de plusieurs générations annuelles ou un extrême étalement dans le temps d'une même génération.

L'étude de cette question est indubitablement complexe — vu le nombre et la diversité des faits biologiques qui entrent en ligne de compte; FEDOROV (1947 : 51-52) en a donné un exemple convaincant. Elle est rendue plus délicate encore par l'insuffisance des données acquises. J'évoquerai ces deux aspects de la question préalablement à l'examen du nombre des générations annuelles des *Phasiinae*.

1. — INSUFFISANCES DES DONNÉES ACQUISES

a — Imperfections diverses

La lacune majeure de la connaissance phénologique des *Phasiinae* est l'absence de tout travail consacré à la question en elle-même. Les vues d'ensemble de FRISCH (1875) portent sur un nombre très limité d'observations; celles de GIRSCHNER (1895, 1903) sont extrêmement superficielles.

Le collationnement des observations de détail publiées par les Diptéristes ne permet nullement de combler cette lacune, car elles se rapportent à des régions climatiquement trop diverses. Au surplus, ces données sont souvent très imprécises, soit que les auteurs omettent de mentionner — au jour près — les dates de leurs récoltes et la fréquence des captures correspondantes, soit que les déterminations demeurent très approximatives (confusion des *Gymnosoma*, *Ectophasia*, *Cylindromyia* s.l. et *Clytiomyia* s.l., etc.).

A ces lacunes et imprécisions s'ajoute encore l'apriorisme. En effet, les jugements portés sur le cycle phénologique des *Phasiinae* sont souvent faussés par l'idée préconçue que le développement des parasites doit être parallèle à celui d'un certain hôte. Une telle attitude méconnaît aussi bien la polyphagie

de nombreuses espèces que leurs facultés d'adaptation aux divers stades des hôtes. Elle entraîne des erreurs dont je donnerai des exemples, notamment en ce qui concerne les *Phasiinae* prétendument univoltins.

b - Déformations systématiques

Les déformations systématiques (v. aussi Chap. t, Sect. E) qui affectent les données sur la phénologie des *Phasiinae* paléarctiques sont nombreuses.

1° LES AUTEURS NE CONSIDÈRENT GÉNÉRALEMENT QUE LES IMAGOS. — Cette déformation, élevée à la hauteur d'une méthode purement théorique dans les essais de FRITSCH (1875 : 84) et même de LECLERCQ (1954 : 149-154), ignore tous les services que peuvent rendre l'étude des stades préimaginaux et l'élevage des parasites (*). Ainsi, dans le cas d'espèces dont les imagos sont rares, mais dont la fécondité est suffisante, l'on peut, dans une large mesure, juger du cycle annuel par les œufs et les larves.

Plus généralement, l'étude des larves et la pratique des élevages permettent d'assurer l'existence de générations passées inaperçues. Par exemple, deux auteurs seulement ont signalé la génération de juin de *Brumptalophora aurigera* (JACENTKOVSKÝ 1941 a : 33, ČEPELAK 1958 : 138-139); pour moi, qui n'ai vu que deux imagos récoltés en juin (Kaiserstuhl, 16. VI. 1895; Richetieu, 17. Vt. 1962), cette génération ne fait aucun doute, car j'ai trouvé, en abondance, en mai, des larves III de cette espèce dans des *Rhaphigaster nebulosa* de la Marne.

2° LES IMAGOS DE *Phasiinae* NE SONT GÉNÉRALEMENT RÉCOLTÉS QU'À LA BELLE SAISON (**). — Il s'ensuit que les première et dernière générations des espèces sont souvent passées inaperçues. Ainsi, les premiers imagos de la première génération d'*Allophora hemiptera* apparaissent en France dans la deuxième décade d'avril. Ils n'ont été signalés ailleurs, et par deux auteurs seulement (BARANOFF 1926 a : 177, VAN EMDEN 1954 : 27), que de la dernière décade de ce mois. De la sorte, l'on pourrait croire que les punaises parasitées en fin mai par cette espèce hébergent des larves hivernantes; il s'agit, en fait, de larves de seconde génération, comme le vérifie l'étude de la castration de l'hôte (cf. Chap. XII, Sect. D).

3° LES ESPÈCES RARES OU SPECTACULAIRES FONT L'OBJET DE PLUS DE PRÉCISIONS QUE LES ESPÈCES COMMUNES OU D'ASPECT BANAL. — C'est ainsi que la bibliographie anglaise et d'Europe septentrionale renferme plus de données exactes sur *Cinochira atra* ou *Allophora hemiptera*, que sur *Allophorella obesa* ou *Hyalomyia pusilla*.

4° LES DONNÉES CONCERNENT SURTOUT LES RÉGIONS BIEN DÉVELOPPÉES SCIENTIFIQUEMENT. — De la sorte l'on ne dispose pratiquement d'aucun renseignement utilisable pour les pays au S et à l'E de la Méditerranée, en dehors des informations relatives à l'Asie Centrale recueillies au cours d'expéditions de quelques mois. Aux latitudes correspondantes de la Région Néarctique, au contraire, des entomologistes établis à demeure ont effectué de bons travaux, si bien que la phénologie des Tachinaires est mieux connue au Texas (REINHARD 1919) ou au Mississipi (ALLEN 1926) qu'au Maroc ou en Iran.

(*) Je rappelle que certaines espèces de Tachinaires n'ont longtemps été connues que d'après des imagos d'élevage (cf. VILLENEUVE 1932 : 272, 1935 a : 105).

(**) J'ai dépouillé 281 publications mentionnant des dates de captures de *Phasiinae* d'Europe; 170 d'entre elles rapportent des captures de juillet, mais 24 seulement renferment des données sur le mois d'avril et 24 autres sur le mois d'octobre.

5° LES AUTEURS DE DISSECTIONS ET D'ÉLEVAGES NÉGLIENT DE NOTER LE DEGRÉ DE DÉVELOPPEMENT DES OEUFS, LE STADE DES LARVES PARASITES OU L'ÉTAT DES HÔTES (v. Chap. VIII, IX, X). — Alors que les imaginalisations obtenues au laboratoire sont toujours relevées avec soin, ces faits, bien plus nombreux, ne retiennent pas l'attention.

C'est regrettable, car les appréciations phénologiques qu'ils autorisent ont toute la précision voulue. Des œufs en cours de développement sur un Hétéroptère (par ex., des œufs d'*Ectophasia* sur des *Eurygaster* en estivation, cf. Chap. IX, Sect. B) dénotent l'existence d'une période de ponte. De forts pourcentages de larves I ou de larves III indiquent une infestation récente ou l'imminence d'une génération d'imagos. L'observation, après l'hivernage, d'hôtes castrés postérieurement au début de leur activité génitale permet de reconnaître l'action de larves ayant infesté l'hôte après son retour à l'activité.

6° LES DISSECTIONS PORTENT, LE PLUS SOUVENT, SUR DES PUNAISES ADULTES. — Chez les *Phasiinae* (*Cylindromyia brassicaria*, *Gymnosoma rotundata*) dont une génération commence son développement chez des hôtes préimaginaux, les larves I et II correspondantes passent ainsi inaperçues (v. en 3 *infra* la critique de NIELSEN 1918).

2. — ÉLÉMENTS DE LA PHÉNOLOGIE DES PHASIINAE

L'un des traits caractéristiques de la phénologie des *Phasiinae* réside dans la brièveté de leur cycle individuel de développement et de reproduction. Ce facteur propice à une multiplicité de générations distinctes sera examiné en a. Mais d'autres facteurs — externes ou liés à la vie parasitaire — restreignent, en fait, le nombre des générations possibles et favorisent leur recouvrement (overlapping, BEARD 1940 : 662) au moins partiel. Je les étudierai en b.

a — Brièveté du cycle de développement et de reproduction

Le développement préimaginal des *Phasiinae*, dans son ensemble et à ses divers stades, est caractérisé par sa rapidité et l'absence de diapause obligatoire.

L'on verra, en effet, que l'incubation n'exige en général que quelques jours (Chap. VIII), que le développement larvaire peut s'achever en une semaine-un mois (Chap. IX, Sect. A) et que la pupaison ne dure souvent que 8 à 15 jours (Chap. IX, Sect. C). L'on constatera également que seuls les stades larvaires présentent des périodes de latence du développement *facultatifs*, uniquement imposées par des causes exogènes (hivernage ou stade préimaginal de l'hôte, cf. Chap. IX, Sect. B).

Les imagos étant aptes à copuler et à pondre 48 heures après l'émergence (v. Chap. VI), il peut ainsi, dans les meilleures circonstances, s'écouler moins d'un mois entre les pontes de deux générations successives de *Phasiinae*, d'où possibilité de plusieurs générations annuelles.

Ces générations seront, le plus souvent, bien distinctes en raison de la longévité limitée des imagos, fait jusqu'alors insuffisamment étudié et qui mérite examen.

Certains auteurs (JOURDAN 1935 a : 83, O'CONNOR 1950 : 68, GALICHET 1956 : 40, DIETRICK & VAN DEN BOSCH 1957 : 628) mentionnent des longévités d'une semaine au plus que je tiens pour minorées et liées à de mauvaises conditions d'élevage. En effet, d'autres auteurs ont observé des

TABLEAU D
LONGÉVITÉS (OU SURVIES) MAXIMALES DES IMAGOS
DE QUELQUES PHASINAE (1)

| ESPÈCES | ♂♂ | ♀♀ |
|---|---------|---------------|
| <i>Neocyptera auriceps</i> | | 9 j. |
| <i>Cylindromyia pilipes</i> | | 13 j. |
| <i>Allophora hemiptera</i> | | 21 j. (15 ω) |
| <i>Phasia subcoleoptera</i> | 31 j. * | 29 j. * |
| <i>Allophorella obesa</i> | 19 j. | 16 j. |
| <i>Hyatomyia pusilla</i> | | 10 j. |
| <i>Helomyia lateralis</i> | 10 j. * | 8 j. * |
| <i>Chryseria helluo</i> | | 26 j. * |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> | 12 j. * | 28 j. * |
| <i>Ectophasia rostrata</i> | 28 j. * | 32 j. (4 ω) |
| <i>Ectophasia rubra</i> | 14 j. | 10 j. (1 ω) |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 28 j. | 20 j. (96 ω) |
| <i>Gymnosoma desertorum</i> | 22 j. * | |
| <i>Gymnosoma rotundata</i> | | 13 j. (49 ω) |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 23 j. * | 36 j. (112 ω) |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | | 39 j. (151 ω) |
| <i>Cystogaster globosa</i> | 29 j. | 13 j. (34 ω) |

(1) L'astérisque indique la longévitité d'imagos issus de puparia; les données sans astérisques correspondent à des survies d'imagos capturés dans la nature. Le nombre des œufs pondus par certaines ♀♀ testées est indiqué entre parenthèses, après la valeur de leur survie.

longévités bien supérieures : 12 jours chez *Cylindromyia brassicaria* (JARO-CHEVSKY 1911 : 98), 18 chez *Trichopoda pennipes* (BEARD 1940 : 634), 20 chez *Phasia subcoleoprata* (RUBTZOV 1947 : 93), 21 chez *Hyalomyia chilensis* Macquart (BERRY 1951 : 340), 23 chez *Bogosiella fasciata* (TAYLOR 1945 : 13 du sep.), 27 chez *Cystogaster globosa* (TISCHLER 1938 : 352), 30 chez *Acaulona peruviana* (BENNY l. c. : 339).

Utilisant des imagos de 17 espèces, obtenus de puparia ou récoltés dans la nature, j'ai observé les longévités ou survies maximales rapportées dans le Tabl. D. Ces longévités sont souvent celles de ♀♀ ayant pondu de nombreux œufs, ou de ♂♂ ayant copulé (plusieurs ♂♂ obtenus *in vitro* et, en pratique, tous ceux pris dans la nature). A côté de ces valeurs maximales, j'ai, bien entendu, observé d'autres longévités élevées (27 jours pour 2 ♀♀ de *Gymnosoma dotycoridis*, 23 et 29 jours pour 2 ♀♀ de *G. carpocoridis*, etc.). Les valeurs les plus faibles concernent des espèces dont je n'ai testé qu'un petit nombre d'individus. Je crois donc pouvoir admettre qu'au laboratoire, la longévité des Phasiinae atteint 3 semaines à un mois et, exceptionnellement, 35 à 39 jours.

Dans mes observations comme dans celles de BENNY (1951 : 339, 340), les imagos de Phasiinae, tout en se reproduisant normalement, ont été « kept in a cool dark place ». Ces mouches extrêmement héliophiles mais sensibles à la dessiccation ne rencontrent certainement pas de semblables conditions dans la nature où leur longévité est assurément plus faible.

A en juger par la chute spectaculaire de l'abondance de certaines espèces en un point donné à quelques jours d'intervalle (v. Sect. E, Ex. 3 et 4), il me paraît raisonnable d'admettre que les imagos de Phasiinae ne vivent guère plus de 8 à 15 jours dans la nature. Leur cycle de reproduction est donc plus court que leur cycle de développement.

b - Influence des facteurs du milieu

Le rythme des générations de Phasiinae, tel qu'il résulterait de la durée optimale du cycle de développement et de reproduction, se trouve singulièrement altéré par l'influence des facteurs du milieu extérieur et du milieu hôte.

1° FACTEURS DU MILIEU EXTÉRIEUR. - L'influence des facteurs du milieu extérieur (température, humidité, photopériode, etc.) sur le développement des Phasiinae demeure bien mal connue.

J'ai toutefois pu montrer que la durée du développement de l'œuf d'une espèce varie du simple au double selon les circonstances de l'incubation (cf. Chap. VIII). D'autre part, les larves subissent au maximum l'influence des conditions extérieures puisqu'elles entrent en hivernage au stade I ou au stade II (cf. Chap. IX, Sect. B) et demeurent à ce même stade durant de longs mois. Enfin, la durée de la vie nymphale peut se trouver considérablement allongée (jusqu'à 6 semaines) sous l'action de facteurs ambiants défavorables (cf. Chap. IX, Sect. C).

Étant donnée cette sensibilité aux variations inéluctables des conditions extérieures, le nombre annuel des générations d'une espèce de PHASIINAE n'atteindra évidemment pas le nombre théorique. Il serait donc erroné de conclure à l'existence de 5-6 générations annuelles d'après la durée du développement *in vitro* de l'une d'elles (ce qu'a fait JOURDAN 1935 a) ou d'après les dates d'apparition des seuls imagos.

Par ailleurs, tous les individus d'une même génération ne rencontrent pas des circonstances identiques et la sensibilité des divers stades ontogénétiques aux conditions externes n'est pas obligatoirement uniforme.

Par exemple, vu l'échelonnement des pontes durant toute la vie imaginale et les fluctuations rapides des conditions extérieures, les larves d'une même espèce peuvent entrer en hivernage à des stades physiologiques ou même morphologiques différents (cf. Chap. IX, Sect. B) et, ultérieurement, abandonner l'hôte à des dates sensiblement éloignées.

Ces décalages initiaux entre individus d'une même génération pourront se renforcer ou s'atténuer au cours des générations suivantes selon que les conditions rencontrées élèvent ou abaissent les rapports successifs : longévité (i.e. période de ponte des parents)/durée de l'incubation, durée de l'incubation/durée du développement larvaire, durée du développement larvaire/durée de la pupaison. A la limite, les derniers imagos d'une génération pourront être contemporains des premiers imagos de la suivante, ou encore — observation courante chez les *Phasiinae* — les larves III de l'une contemporaines des larves I de l'autre.

D'observation banale en ce qui concerne une espèce en des temps, lieu et hôte donnés, ces faits d'échelonnement des émergences et de recouvrement des générations pourront être plus marqués encore dans les cas de mélange ou de fractionnement des populations de l'hôte. ФЕДОТОВ (1947 : 51-52) en a donné un excellent exemple.

2° FACTEUR HÔTE. — Tous les hôtes ne conviennent certainement pas de la même manière au développement des divers individus d'une espèce de *Phasiinae*. Je ne dispose pas de données suffisantes pour démontrer l'influence de leur espèce, sexe ou état physiologique.

Par contre, en ce qui concerne le stade ontogénétique, cette influence ne fait aucun doute (cf. Chap. IX, Sect. B) : toutes les fois qu'une larve de *Phasiinae* infeste initialement un hôte préimaginal, son développement s'arrête au stade II et ne se poursuit que lorsque l'Hétéroptère atteint le stade adulte.

En attaquant des hôtes jeunes, les *Phasiinae* introduisent donc dans leur cycle phénologique un temps de latence d'autant plus élevé que les punaises attaquées sont éloignées de leur mue imaginale. Cette circonstance contribue évidemment à minorer le nombre des générations annuelles.

En outre, tous les hôtes n'étant pas attaqués au même stade par tous les *Phasiinae* d'une même génération, les mouches de la génération suivante ne parviendront évidemment pas à maturité simultanément. Cette circonstance s'ajoute aux précédentes pour favoriser l'émergence échelonnée des mouches d'une même génération ou l'émergence contemporaine de mouches de générations différentes.

En définitive, il sera souvent difficile, comme l'ont vu OTTEN (1940 : 325) et BEARD (1940 : 662), de délimiter exactement les diverses générations d'un *Phasiinae*.

3. — NOMBRE DE GÉNÉRATIONS ANNUELLES

En utilisant l'ensemble des données accessibles (présence des imagos aux diverses époques de l'année, y compris au printemps et à l'automne, stades des larves, état physiologique et stade ontogénétique des hôtes) il me paraît possible d'affirmer, malgré la difficulté signalée, que la plupart des espèces de PHASIINAE, sinon toutes, présentent, aux latitudes moyennes de l'Europe occidentale, 2 ou 3 générations annuelles d'imagos.

Le cycle est, *grosso-modo*, le suivant : les individus de première génération passent l'hiver à l'état de larves dans l'hôte et subissent leur nymphose au début du printemps, parfois très tôt en saison; arrivés au stade imaginal, ils infestent des hôtes d'où proviendront, généralement en été, les imagos d'une seconde génération; avant l'hivernage, ces imagos, à leur tour, infesteront de nouvelles punaises.

Je m'attacherai, ci-après, à réfuter de prétendus cycles univoltins, à montrer la généralité du bivoltinisme et à souligner les possibilités de 3 générations annuelles ou plus.

a - Les prétendus cycles univoltins

Peu d'auteurs ont avancé l'existence d'une seule génération annuelle de *Phasiinae*.

1° NIELSEN (1918 : 257-258) admet la réalisation, au Danemark, d'une seule génération de *Cylindromyia brassicaria*.

Ses dissections lui ont certes montré que l'on trouve en juillet, dans les imagos de l'hôte *Dolycoris baccarum*, des larves de la mouche à tous les stades, ce qui permettrait de conclure à l'existence d'une génération d'été se développant rapidement. Mais, ayant posé en principe que ce Diptère est un parasite d'imagos, il rejette l'idée de cette génération qui « ne concorde pas avec le cycle de développement de l'hôte, attendu que le développement larvaire de celui-ci a lieu en juillet-août, époque que la génération d'été de la *Cylindromyia* devrait précisément mettre à profit pour son développement préimaginal » (« passer ... ikke helt med Vaertens Udviklingscyclus, idet dens Larveudvikling foregaar i Juli-August, netop den Tid som *Ocypteraens* Sommergeneration skulde bruge til sin Larveudvikling »).

NIELSEN admet donc que « les plus vieilles larves trouvées en juillet dans les punaises ont hiverné et poursuivront leur développement, tandis que les jeunes larves sont destinées à hiverner ». Cette conclusion est erronée car, contrairement à ce que pensait l'auteur (1909 : 77), *C. brassicaria* infeste couramment les stades IV et V de *D. baccarum*, de sorte que rien n'interdit le développement d'une génération d'été aux dépens de cet hôte.

Je dois ajouter que *C. brassicaria* a été récoltée à l'état d'imago, en Europe moyenne et septentrionale, de mai au 18 octobre (Selne & Marne, inédit) - ce qui est conforme à la réalisation de deux générations. Dans les régions plus méridionales, une troisième génération paraît probable, la mouche se rencontrant dès mars (sous réserve de l'exactitude des déterminations).

2° ZWÖLFER (1932 : 184-185), ayant étudié, en Turquie (Cilicie), le parasitisme de « *Phasia crassipennis* » chez *Eurygaster integriceps*, reconnaît que la bionomie du parasite « konnte nur unvollständig geklärt werden ». Son opinion au sujet du cycle annuel de la mouche est la suivante : « Da ... während des Sommers aus den flüggen Jungwanzen keine Tachinenlarven auskamen ist anzunehmen, dass die Art in Kilikien nur eine Generation besitzt und dass ihre Larve im Inneren des Wirtstieres mit diesem übersommert und überwintert. Für die Richtigkeit dieser Anschauung spricht die Beobachtung, dass einigen Altwanzen die anfangs April unmittelbar nach ihrem Frühjahrsrückflug gesammelt und isoliert wurden, Ende April bis Anfang Mai Larven von *Phasia crassipennis* F. entschlüpfen ».

De telles conclusions fondées - comme celles de NIELSEN - sur le cycle de l'hôte ne paraissent tout aussi contestables. Indépendamment du fait

qu'*E. integriceps* est parasitée par au moins 5 espèces de *Phasiinae* dont ZWÖLFER n'aurait pas su distinguer les larves, rien n'indique que cet auteur ait suffisamment étudié les « Jungwanzen » en estivation, ce à quoi les chercheurs contemporains (RUBTZOV 1947, FEDOTOV 1947, KAMENKOVA 1956, VIKTOROV 1960 a) eux-mêmes ne sont pas parvenus.

Compte tenu des possibilités de développement des larves de *Phasiinae* dans un hôte en estivation (cf. Chap. IX, Sect. B), l'éventualité d'une génération d'été ne peut être écartée.

De plus, il n'est pas sûr que les larves qui abandonnent l'*Eurygaster* en fin avril-début mai représentent la première génération du parasite, celle qui a hiverné dans l'hôte.

D'après ZWÖLFER lui-même, les hôtes ♀♀ abandonnés à cette date sont encore capables de pondre; ils n'ont donc subi qu'une castration partielle, révélatrice de punaises attaquées après le début de leur activité génitale, et non point la castration totale des hôtes attaqués avant l'hivernage (cf. Chap. X). La possibilité d'une génération précoce attaquant l'hôte avant qu'il ne quitte ses gîtes d'hivernage doit donc être retenue ici comme en d'autres cas (FEDOTOV 1947 : 51).

En dernier lieu, et malgré la détermination de Herbert ENGEL, les parasites élevés, certains d'entre eux du moins, ne sont probablement pas « *Phasia crassipennis* », c'est-à-dire l'une des espèces du genre *Ectophasia*. Alors que les *Ectophasia* ont des soies parafrontales abondantes, des ailes fasciées, une ligne médiane abdominale noire et un cubitus assez arrondi, il semble, en effet, pour autant que la figure 6 de ZWÖLFER permette d'en juger, que l'auteur ait élevé un *Ectophasiina* pourvu d'un seul rang de soies frontales, d'ailes parfaitement hyalines, d'un abdomen concolore et d'un cubitus dessinant un angle très aigu. Tous ces caractères s'appliquent à *Clytiophasia dalmatica*, espèce méconnue jusqu'à ces dernières années, authentique parasite d'*Eurygaster* (cf. Chap. IV) et dont la présence en Turquie n'a rien d'inattendu, puisque la répartition de l'espèce (cf. Contr. XXI) atteint le Caucase et l'Arménie (matériaux inédits de G.A. VIKTOROV). Cette mouche est précisément très précoce quant à sa sortie de l'hôte après l'hivernage (d'où possibilité d'une génération précédant celle observée par ZWÖLFER); elle est en outre très polyphage et peut se développer en été aux dépens de punaises autres que les *Eurygaster* (*Graphosoma*, *Trigonosoma*).

3° TISCHLER (1938 : 353) admet que *Gymnosoma rotundata* « soll nur eine Generation haben », ce que NIELSEN (1918 : 256) avait déjà indiqué.

Outre que ces auteurs ont attribué le nom de *rotundata* à toutes les *Gymnosoma* d'Europe indifféremment, il est peu vraisemblable que les mouches de ce genre soient univoltines, vu la rapidité de leur développement.

Quant à *G. rotundata* s. str., qui s'observe en France du milieu de mai à la fin de septembre, c'est une espèce qui possède divers hôtes (*Palomena*, *Piledia*), qu'elle peut d'ailleurs attaquer aux stades préimaginaux, d'où possibilité d'au moins deux générations annuelles. Il me paraît notamment que ses œufs, trouvés à la fin de juillet sur les stades IV et V de *Palomena prasina*, sont pondus par des imagos de deuxième génération.

4° OTTEN (1940 : 326) admet que les imagos d'*Ocypterula pusilla* qu'il a récoltés en Prusse de juin à août - sans en préciser la fréquence - appartiennent à une même génération, l'espèce étant univoltine. Cela ne me paraît pas certain, car, d'une part, toutes les imaginalisations obtenues par l'auteur se sont produites en juin (étalées sur 15 jours) et, d'autre part, l'on connaît des records septentrionaux jusqu'en septembre (ENGEL 1938 : 269). J'ajoute qu'en d'autres points de son aire, l'espèce est assurément bivoltine (TUCCIMBI 1911 : 207).

b - Généralité du bivoltinisme

Sur la base des observations d'imagos, les auteurs ont reconnu ou indiqué implicitement la réalisation de deux générations annuelles chez les espèces paléarctiques suivantes : *Allophora hemiptera* (MEIGEN 1824 : 192), *Ectophasia crassipennis* s. l. (FRITSCH 1875 : 56, BELANOVSKY 1951 : 149), *Besseria melanura* (RIEDEL 1899 : 277), *Cystogaster globosa* et *Subclytia rotundiventris* (NIELSEN 1916 : 18, 21), *Phania vittata* (RIEDEL 1935 : 269), *Weberia pseudofunesta* et *W. thoracica* (BELANOVSKY 1951 : 172-173).

Sur la base d'élevages ou de dissections, la réalisation de deux générations annuelles a été démontrée chez *Ectophasia crassipennis* s. l. (VASSILIEV 1913 : 40), *Stylogymnomyia nitens* (OTTEN 1940 : 325), *Helomyia lateralis* et *Phasia subcoleoptata* (FEDOTOV 1947, RUBTZOV 1947, etc.) et chez *Chryseria helluo* (VIKTONOV 1960 a).

D'après la totalité des éléments d'appréciation (imagos, larves, élevages) à ma disposition, je confirme la réalisation d'au moins deux générations annuelles en France chez *Weberia pseudofunesta*, *Phania vittata*, *Allophora hemiptera*, *Helomyia lateralis*, *Ectophasia rostrata* et *Cystogaster globosa*.

Je puis, en outre, assurer que les espèces suivantes se trouvent dans le même cas : *Cylindromyia brassicaria*, *Neocyptera auriceps*, *Brumptalophora aurigera*, *Heliozela pellucens*, *Clytiophasia dalmatica*, *Clytiomyia continua*, *Gymnosoma clavata*, *G. rotundata*, *G. dolycoridis* et *G. carpocoridis*.

Cette liste d'espèces bivoltines, arrêtée en fonction des observations actuellement acquises, n'est évidemment pas éclose et bien des espèces non citées ont certainement, elles aussi, deux générations annuelles.

c - Possibilité du trivoltinisme

BEARD (1940 : 633) et KAMENKOVA (1956 : 326) signalent la réalisation de 3 générations annuelles chez divers *Phasiinae* de la zone tempérée.

Ils expriment, il est vrai, des réserves, mais celle-ci me paraissent surtout résulter de l'insuffisance des observations au printemps et à l'automne. Le jugement de ces auteurs eut été beaucoup plus catégorique s'ils avaient pu récolter dans la nature les imagos précoces et tardifs de *Phasiinae* - qu'ils n'ont guère considérés que sur les cultures.

Quant à moi, je suis d'avis que les espèces observées en France d'avril à octobre ont trois générations annuelles. Ces générations sont peut-être plus ou moins complètes, en ce sens que certains individus de première génération engendreraient deux autres générations, tandis que d'autres n'en engendreraient qu'une.

Quoiqu'il en soit, ce trivoltinisme - total ou partiel - s'observe assurément chez des polyphages extrêmement abondants comme *Hyalomyia pusilla* et *Allophorella obesa*; je l'ai reconnu chez *Leucostoma analis* (cf. Contr. XV : 69), *Allophora hemiptera* (v. supra 1 a) et *Chryseria helluo* (v. Chap. IX, Sect. C).

Si mes matériaux étaient plus abondants, je n'hésiterais pas à le reconnaître chez pratiquement toutes les espèces communes. Dès à présent, je le tiens pour probable dans les contrées paléarctiques méridionales où, en général, l'apparition des *Phasiinae* adultes est précoce (février-mars) et leur disparition tardive (octobre-novembre).

D — COÏNCIDENCE SPATIO-TEMPORELLE AVEC L'HÔTE

Dans le cas des *Phasiinae*, comme de tout entomophage protélien obligatoire, la coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte (Coïncidence, DUPUIS 1949, Contr. VII : 234, 1950, Contr. X : 200; Koinzidenz, THALENHORST 1950) représente la condition *sine qua non* de la survie des parasites en tant qu'espèces.

Dans la mesure même où nous observons des espèces florissantes, cette coïncidence se trouve évidemment toujours réalisée. Forts, sans doute, d'une constatation aussi générale, les auteurs se sont le plus souvent abstenus de s'interroger sur les modalités du phénomène.

En fait, la coïncidence d'un PHASIINAE et d'un hôte déterminé n'est nullement stéréotypée, c'est-à-dire assurée automatiquement d'une manière toujours semblable; elle résulte, selon les cas, de telle ou telle propriété des hôtes (large répartition, vicariance, eurytopisme...) ou des parasites (polyphagie, possibilité d'infester l'hôte à ses divers stades...).

Je le montrerai en comparant, dans quelques cas typiques, la chorologie et la phénologie (1) des *Phasiinae* à celles de leurs hôtes.

1. — COÏNCIDENCE SPATIALE

Il n'y a pas lieu d'insister beaucoup sur la coïncidence géographique et stationnelle des *Phasiinae* avec les Hétéroptères, car plusieurs de ces mouches sont suffisamment polyphages pour trouver partout des hôtes convenables, tandis que les oligophages attaquent en général des punaises très eurytopes à vaste répartition.

Comme exemples du premier cas, je puis citer *Helomyia lateralis*, *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*, polyphages qui attaquent chacune de 20 à 30 espèces d'Hétéroptères (cf. Chap. IV) dont les distributions et stations ajoutées couvrent des aires géographiques et des domaines écologiques bien supérieurs à ceux des mouches.

Comme exemples du second cas, je rappellerai que les monophages *Cystogaster globosa* et *Clytiomyia continua* attaquent des Hétéroptères très eurytopes et largement répandus (*Aelia*, *Eurydema*) et que les oligophages *Gymnosoma clavata* et *Cylindromyia brassicaria* attaquent les espèces eurytopes et parfaitement vicariantes du genre *Dolycoris* (*D. baccatum* en Europe, *D. numidicus* en Afrique du Nord, *D. penicillatus* en Asie Centrale).

(1) Je n'étudierai pas la coïncidence nyctémérale, sur laquelle on ne possède que les rares sommaires de RUTZOV (1947 : 93), me contentant, à ce sujet, de renvoyer à mes observations du Chap. XII, Sect. B, qui précisent les heures de recherche de l'hôte.

2. — COÏNCIDENCE PHÉNOLOGIQUE

a - Contingence de la coïncidence phénoologique

Contrairement à une notion souvent invoquée en parasitologie des insectes, il n'y a pas de synchronisme strict entre le cycle de développement d'un *Phasiinae* et celui de l'un de ses hôtes.

En effet, la rapidité du développement des *Phasiinae* (v. *supra* C) a pour conséquence essentielle la réalisation, chaque année, d'un nombre de générations de mouches supérieur au nombre des générations de punaises. Par ailleurs, beaucoup de *Phasiinae* abandonnent l'hôte précocement au sortir de l'hivernage et sont adultes bien avant qu'apparaissent les punaises de nouvelle génération; inversement, les larves de *Phasiinae* qui commencent à se développer dans des Hétéroptères préimaginaux ne seront mûres et ne donneront des adultes que très sensiblement après l'apparition des hôtes imagos de la génération qui les a nourries.

L'on trouve dans la bibliographie des avis différents, mais, ou bien il s'agit de déclarations de principe, sans données à l'appui (CAFFEY & BARNER 1919 : 30), ou bien l'affirmation repose sur une erreur manifeste (NIELSEN 1918 : 257-258, v. *supra* Sect. C). De même, le schéma de la coïncidence phénoologique de *Phasia subcoleoprata* et d'*Helomyia lateralis* avec *Eurygaster integriceps* publié par RUBTZOV (1948 : 105) est une idéalisation didactique de données originales passablement différentes (RUBTZOV 1947 : 99 et fig. 11).

Les constatations de BEARD (1940 : 661 et sq.) et de VIKTOROV (1960 a : 105) mettent mieux en évidence les variations observables d'une année à l'autre et d'une génération de parasite à la suivante. Elles indiquent que la coïncidence phénoologique avec l'hôte résulte le plus souvent, non point d'un parallélisme des générations, mais d'ajustements de types divers dont l'examen suit.

b - Modalités de la coïncidence phénoologique

Lorsque l'apparition des mouches adultes d'une génération se produit en même temps que celle d'une génération de l'hôte, deux générations successives du Diptère se développent aux dépens de générations différentes de l'hôte. Par exemple, les *Chryseria helluo* de deuxième génération, nées d'*Eurygaster* ayant hiverné pondent sur des *Eurygaster* aux derniers stades larvaires ou nouvellement imaginalisées (VIKTOROV 1960 a : 105, tabl. 1). Cependant, ce type de coïncidence ne se réalise pas toujours et l'on observe alors l'un ou l'autre des ajustements suivants :

1° Les mouches adultes confient leur descendance à des punaises de l'ancienne génération dont elles sont elles-mêmes issues.

C'est ainsi que les *Chryseria helluo* de première génération, nées d'*Eurygaster* ayant hiverné déposent leurs œufs sur ces mêmes Scutellerides (VIKTOROV l. c.) ou que les *Allophora hemiptera* issues des *Palomena prasina* sitôt après l'hivernage, injectent leurs œufs à ces mêmes punaises (observation personnelle).

Les hôtes ♀♀ subissent dans ces cas, selon qu'ils ont été attaqués avant ou après l'hivernage, une castration pré- ou post-pubertaire (cf. Chap. XII, Sect. D), ce qui permet de bien distinguer l'action des deux générations du parasite.

Ce type d'ajustement peut être pratiqué par les polyphages (*A. hemiptera*) comme par les monophages (*Chr. helluo*), d'autant plus facilement que les taux relativement bas (cf. Sect. E) du parasitisme des Hétéroptères par les *Phasiinae* laissent indemne une importante proportion des punaises de chaque génération.

2° Les mouches adultes confient leur descendance à des punaises de la nouvelle génération dont elles sont elles-mêmes issues.

A la limite, la génération mère aura pu infester des hôtes préimaginaux et la génération fille infestera des hôtes adultes; ce type d'ajustement résulte donc, pour beaucoup, de la capacité, très répandue chez les *Phasiinae*, d'attaquer des hôtes jeunes (cf. Chap. IX, Sect. B).

C'est ainsi que, d'après mes observations, les ♀♀ de *Cylindromyia brassicaria* issues de *Dolycoris baccarum* infestés aux stades préimaginaux introduisent, à la fin de l'été et au début de l'automne, leurs œufs dans ces mêmes *Dolycoris* parvenus au stade imago. De même, les ♀♀ de *Gymnosoma rotundata* nées des œufs observés en été sur les jeunes *Palomena prasina* pondent à l'automne sur ces mêmes punaises devenues adultes.

3° Les mouches adultes attaquent des Hétéroptères d'autre espèce que ceux dont elles sont issues.

J'ai observé cette capacité d'ajustement (évidemment exclue chez les oligophages) chez *Allophora hemiptera* qui peut se développer en été chez *Tropicoris rufipes* et, en automne, chez *Palomena prasina*. KAMENKOVA (1956 : 328) l'a signalée chez *Phasia subcoleoprata* qui se développe en deux générations successives chez *Eurygaster integriceps* et *Dolycoris baccarum* (1).

Elle serait obligatoire toutes les fois qu'une espèce d'Hétéroptère disparaît ou quitte son biotope (d'hivernage ou d'imaginalisation) entre le moment de la sortie des larves parasites et celui de l'émergence des mouches correspondantes.

E — ABONDANCE DES PHASIINAE DANS LA NATURE

Les espèces de *Phasiinae* actuellement connues sont au nombre d'au moins 66 en France et de plus d'un millier dans le monde. Cette dernière estimation se fonde sur l'existence, parmi les quelque 200 genres reconnus, de plusieurs genres comptant plus d'une douzaine d'espèces (par ex. *Gymnosoma*, *Trichopoda*, *Cylindromyia*, *Leucostoma*...) et de nombreux genres monospécifiques lors de leur création qui, peu à peu, s'enrichissent d'espèces nouvelles. Ainsi, *Hyalomyia s. str.* et *Ectophasia* comptent chaque un 3 espèces françaises, *Brumtallophora* renferme 2 espèces paléarctiques, *Apostrophus* est représenté dans le monde par au moins 4 espèces, etc.

(1) Ses données identiques (p. 327) sur *Chryseria helluo* sont erronées par suite d'une confusion de cette mouche avec *Clitophasia dalmatica* (v. Chap. IV).

Toutes ces espèces apparaissent plus ou moins communes ou rares selon qu'on les observe en des conditions spatio-temporelles plus ou moins proches du mode — statistiquement parlant — de leurs chorologie et phénologie spécifiques. Les espèces d'amplitude choro-phénologique étroite seront réputées rares, aussi longtemps que le mode de cette amplitude ne sera pas connu.

Sans discuter longuement ce sujet, j'observerai que l'entomologiste qui étudie des parasites protéliens peut trouver ceux-ci à la fois au stade imago dans le milieu extérieur et aux stades préimaginaux dans l'hôte. Avant de préciser l'abondance relative des espèces que j'ai le plus étudiées, j'examinerai donc, d'une part l'abondance des imagos et, d'autre part celle des stades préimaginaux dans l'hôte, c'est-à-dire la question des taux de parasitisme.

Malgré le caractère subjectif de ce genre d'appréciations, ceci me permettra de montrer que *les PHASINAE ne sont pas rares*, mais que les données des auteurs sur des taux de parasitisme élevés ne doivent pas être prises à la lettre.

1. — EXEMPLES D'ABONDANCE DES IMAGOS

La seule appréciation objective que je puisse invoquer de l'abondance globale des *Phasinae* dans la nature résulte de la fréquence de ces mouches parmi les victimes d'un prédateur polyphage, l'Hétéroptère floricole *Phymata pennsylvanica americana* Melin. Durant trois années, BALDUF (1939, 1940, 1943) a recueilli les proies de cette punaise dans la nature et les a exactement déterminées. Parmi 1316 insectes examinés figurent 31 *Phasinae*, ce qui permet d'estimer que ces Diptères représentent, en individus, 2,3 % de la faune des insectes floricoles.

Toutes les autres données sont des exemples, plus ou moins frappants, de l'abondance d'une espèce en certaines circonstances.

Je rappellerai, tout d'abord, qu'ALDICH (1915 : 81) a considéré un *Phasinæ*, « *Phoranthæ occidentis* Walk. », comme « the most abundant of all *Tachinidæ* », après avoir récolté 328 spécimens en vingt minutes, le 23 octobre 1914, « by sweeping the flowers of *Chrysanthemum leucanthemum* near La Fayette (Illinois) ».

Parmi mes récoltes personnelles les plus abondantes, je puis citer, à titre d'exemples similaires, les suivantes :

Ex. 1 — 26 ♂♂ et 53 ♀♀ de *Hyalomyia pusilla*, les 20 et 21.IV.1954, à Richelieu; moins de 3 h de chasse, au couchant, sur les tiges mortes de l'année précédente de *Senecio jacobaea* et *Daucus carota*, sur quelques ares d'une friche;

Ex. 2 — 145 ♂♂ et 84 ♀♀ d'*Ectophasia rostrata* et *E. rubra*, du 18 au 29.IX.1957, à Richelieu; un peu moins de 10 h de chasse, à des heures diverses, sur les fleurs (surtout *Daucus carota*) et plantes de repos d'une petite prairie;

Ex. 3 — 48 ♂♂ et 18 ♀♀ de *Gymnosoma rotundata*, le 27.VII.1958, près la gare de Thomery (Seine et Marne), 1 h 30 de chasse (entre 11 h et 14 h), sur quelques ares de *Daucus carota* en fleurs.

N.B. Le 3.VIII, sur les mêmes fleurs, en 2 h 30 de chasse, je n'ai plus récolté que 20 ♂♂ et 7 ♀♀ de la mouche.

Ex. 4 - 7 ♂♂ et 14 ♀♀ d'*Atlophora hemiptera*, le 9.V.1959, à Lardy (Seine et Oise), une demi-heure de chasse, vers 15 h, sur les *Anthriscus sylvestris* bordant une route sur quelques mètres.

N.B. Le 12.V, sur les mêmes fleurs, en 45 min de chasse, je n'ai plus récolté que 1 ♂ et 6 ♀♀ de la mouche.

2. — TAUX DE PARASITISME

a - La notion de taux de parasitisme

1° DIVERGENCES D'APPRECIATION - Ainsi que l'indique HAWBOLDT (1947 : 99-100) et comme je l'ai souligné ailleurs (1951 a : 48), la notion de taux de parasitisme recouvre des réalités fort diverses et les pourcentages, si volontiers avancés dans les travaux tachinologiques, n'ont pas toujours une signification très profonde.

Quant aux *Phasiinae*, les principaux taux invoqués sont les suivants :

- parasitisme global de tous les *Phasiinae* chez tous les hôtes (p. ex. POLIVANOVA 1960 : 190);
- parasitisme global de tous les *Phasiinae* chez un hôte (p. ex. FEDOTOV 1947 : 52-53, KAMENKOVA 1956 : 330);
- parasitisme d'un *Phasiinae* chez un hôte (majorité des données).

Il est bien évident que ces derniers taux seuls ont quelque intérêt biologique, encore que, par rapport à l'abondance initiale des germes, ils puissent être, tels qu'ils sont établis, majorés, minorés, partiels ou remaniés.

a) *Taux majorés* - L'attribution à un *Phasiinae* d'œufs, de larves ou même d'imagos de plusieurs espèces est certainement fréquente dans les travaux des auteurs qui n'ont que rarement su identifier les formes préimaginales et ont souvent confondu des imagos d'espèces congénères.

Une cause plus importante encore de majoration des taux de parasitisme serait de les calculer d'après un lot d'Hétéroptères qui, du fait même de la présence des parasites, se trouveraient plus ou moins sélectionnés dans le temps ou dans l'espace.

Une sélection des Hétéroptères parasites s'opérerait dans le temps, lorsque les punaises indemnes disparaissent après avoir pondu, tandis que les punaises parasitées castrées subsistent jusqu'au départ du parasite (cf. RAINEY 1947 : 308 et Contr. VII : 231 n. 20). J'explique ainsi les données de plusieurs auteurs (FEDOTOV & BOTCHAROVA 1955 : 12; KAMENKOVA 1956 : 330, 331-332, 333; SCHUMAKOV 1958 : 318, etc.) qui ont constaté les plus hauts pourcentages de parasitisme après la fin de la période de ponte des punaises, au moment où les larves III abandonnent les hôtes.

Une sélection des Hétéroptères parasites s'opérerait dans l'espace quand ces punaises ne suivent pas le sort de l'ensemble des populations de leur espèce. VIKTONOV (1960 a, tabl. 9) signale ainsi que, sur les blés, le taux de parasitisme des *Eurygaster integriceps* de nouvelle génération s'élève progressivement jusqu'à 68 %; quoiqu'il note que ceci se produit au moment de l'émigration des *Eurygaster* vers les champs d'avoine (où l'infestation par les *Phasiinae* reste très faible), il ne soupçonne pas qu'il puisse s'agir

d'un simple « tri » des individus parasités consécutif à l'envol des seuls insectes indemnes (1).

β) *Taux minorés* — Par suite de la position cachée de nombreux œufs (cf. Chap. VII) et de la disparition de certains œufs éelos (cf. Chap. VII), le décompte des œufs apparents sur les punaises ne peut conduire qu'à des taux de parasitisme minorés.

En raison des échecs de l'infestation (cf. Chap. VIII) le relevé des larves dans l'hôte ne peut davantage suffire; *a fortiori*, vu la mortalité des larves (cf. Chap. IX et XI), s'il s'agissait du recensement des seules larves vivantes.

Étant donné enfin, les échecs de l'abandon de l'hôte (GALICHET 1956 : 39-40) et la mortalité des puparia (cf. O'CONNOR 1950 : 69, BERRY 1951 : 337), ni le nombre des puparia, ni celui des imagos obtenus ne peuvent refléter vraiment les taux de parasitisme.

La seule méthode pour connaître le nombre des parasites dans un lot d'hôtes reste donc la dissection minutieuse de tous ces hôtes en vue du relevé complet des œufs qu'ils portent et des larves — vivantes ou mortes — qu'ils renferment ou ont renfermés.

γ) *Taux partiels et remaniés* — J'entends par *taux partiels* les taux de parasitisme établis sur une fraction non représentative d'un lot d'hôtes, par exemple sur les seuls imagos. La plupart des taux de parasitisme par les *Phasiinae* rapportés dans la bibliographie sont ainsi fondés uniquement sur la considération des hôtes adultes.

J'appelle *taux remaniés*, les taux de parasitisme fondés sur des populations (d'hôtes ou de parasites) composites, c'est-à-dire dont les membres ont des origines spatio-temporelles différentes.

Des populations élémentaires d'hôtes regroupés dans un biotope d'hivernage peuvent ainsi servir au calcul d'un taux de parasitisme global différent du taux d'infestation initial de chacune.

Des parasites établis sur une espèce d'hôte, à divers moments de son cycle biologique (avant et après l'hivernage) voire en des lieux différents (hôtes en migrations) donneront, de même, lieu au calcul d'un taux de parasitisme global différent des taux d'infestation dans chacune des conditions successivement rencontrées.

2° VARIATIONS INTRINSÈQUES DES TAUX DE PARASITISME — Abstraction faite des divergences d'appréciations précitées, les taux de parasitisme demeurent sujets à des variations importantes dont les causes essentielles me paraissent les suivantes :

α) *Préférences xéniques des Phasiinae* — Nombre de *Phasiinae*, sinon tous, témoignent, vis à vis des diverses espèces d'hôtes possibles, de préférences plus ou moins marquées (cf. Chap. XII). Il s'ensuit qu'une espèce de *Phasiinae*, dans des circonstances comparables, attaquera une espèce d'hôtes plus fréquemment qu'une autre, qu'une seconde espèce de *Phasiinae* fera de même, etc. A moins de récolter et d'examiner tous les hôtes présents, il sera donc pratiquement impossible de juger de la fréquence relative de ces espèces de mouches d'après leur taux de parasitisme sur un petit nombre d'espèces d'Hétéroptères.

(1) Dans d'autres cas, VIKTOROV (l. c. : 112) fait état d'une sélection spatiale des *Eurygaster* parasitées, mais en se fondant sur des différences de taux de parasitisme peu significatives.

β *Dynamique des populations* - En supposant constante la fécondité des ♀♀ de *Phasiinae*, le taux d'infestation des Hétéroptères sera fonction des rapports numériques entre population-hôte et population-parasite. Un taux faible ne signifiera donc pas un parasite peu abondant.

Par ailleurs, il est bien connu que la pullulation d'un hôte entraîne, plus ou moins rapidement, celle de ses parasites, mais que ce phénomène, lié à une convergence exceptionnelle de circonstances favorables, n'a qu'une durée transitoire. Par conséquent, les taux de parasitisme élevés observés sur des populations monospécifiques d'hôtes pullulant sur des monocultures, ne devront pas être considérés comme représentant des valeurs climax de l'infestation par le parasite.

b - Taux de parasitisme et abondance des *Phasiinae*

En principe, il serait tout aussi légitime de juger de l'abondance des *Phasiinae* d'après leurs taux de parasitisme que d'après l'abondance de leurs imagos. Les remarques précédentes montrent toutefois que, sauf à procéder à des récoltes massives, et à utiliser un arsenal mathématique toujours à la merci d'erreurs systématiques d'observation, cette méthode sera, en général, impraticable.

Mes propres relevés ne me paraissent vraiment autoriser que deux applications : une appréciation *qualitative*, celle de la présence locale d'espèces présumées rares ; une appréciation *indicative*, celle de l'importance moyenne du parasitisme global par les *Phasiinae* dans un milieu hétérogène en équilibre.

1° MISE EN ÉVIDENCE D'ESPÈCES RARES - La présence de certaines espèces dans un lieu ou biotope donné peut être affirmée d'après l'observation de leurs œufs ou larves sur hôtes, lors même que les imagos sont très rares ou n'ont pas été récoltés.

Par exemple, je puis affirmer la présence de *Subclytia rotundiventris* dans la Région Parisienne (Bois des Vindrins, Seine et Oise) bien que je n'y aie jamais capturé le Diptère adulte.

De même, j'ai connu *Gymnosoma carpocoridis* par ses œufs sur les *Carpocoris* de Richeheu avant de la récolter à l'état d'imago.

2° IMPORTANCE MOYENNE DU PARASITISME PAR LES *Phasiinae* - Si l'on écarte les taux de parasitisme établis sur des populations monospécifiques d'hôtes en pullulation (*Anasa*, *Dysdercus*, *Antestiopsis*, *Eurygaster integriceps*) et les taux calculés sur des échantillons d'hôtes sélectionnés, dans l'espace ou dans le temps, par le parasitisme, on constate que, dans les conditions d'un banal équilibre en région écologiquement hétérogène (cultures morcelées), les taux d'attaque des hôtes par les PHASIINAE sont généralement faibles. On trouve des exemples de taux n'atteignant généralement pas 10 % dans FEDOTOV (1917 : 52-53), KAMENKOVA (1956 : 330), VIKTOROV (1960 b : 233) et VIKTOROV & KOZHARINA (1961, tabl. 1-4).

D'après mes matériaux, j'estime l'importance moyenne du parasitisme global par les *Phasiinae* - dans les conditions précitées - à 7,8 % des hôtes (23 367 hôtes disséqués dont 1 839 portaient un total de 2 389 individus parasites - œufs ou larves).

Ce taux, établi d'après des hôtes et des parasites très divers récoltés au hasard en des pays, biotopes et moments fort différents, n'a pas de signification biologique intrinsèque. Il indique néanmoins l'ordre de grandeur du « rendement » auquel l'on doit s'attendre dans les paysages morcelés de l'Europe occidentale.

3. — ABONDANCE RELATIVE DES ESPÈCES

L'abondance relative des espèces de *Phasiinae* est d'appréciation délicate car 1° la notion n'a de valeur que par référence à des lieux et temps donnés; 2° les faits apparaissent différemment selon que l'on considère les imagos pris dans la nature ou les larves dans l'hôte; 3° les erreurs systématiques des auteurs (v. *supra* Sect. C) interdisent pratiquement l'utilisation des données publiées.

Malgré cette difficulté, un aperçu — même subjectif — de l'abondance relative des espèces est toujours intéressant, ne serait-ce qu'à titre d'*indicateur des espèces dont l'abondance autorise des travaux expérimentaux*.

Seul TIENSUU (*in* FREY 1941 : 38-39) a donné, pour la Finlande, des coefficients de rareté croissante qui permettent un intéressant classement des espèces de *Phasiinae* selon leur fréquence. Ce classement ne vaut évidemment pas pour la faune française, beaucoup plus riche. Je crois donc utile de signaler que mes captures d'imagos et mes dissections à Richelieu et dans la Région Parisienne m'ont conduit au classement préliminaire suivant :

1° ESPÈCES TRÈS COMMUNES : *Allophorella obesa*, *Hyalomyia pusilla*

2° ESPÈCES COMMUNES : *Neocyptera auriceps*, *Cylindromyia brassicaria*, *C. pilipes*, *Ectophasia rostrata*, *Gymnosoma rotundata*, *G. dolycoridis*, *Cystogaster globosa*.

3° ESPÈCES ASSEZ COMMUNES : *Leucostoma analis*, *L. meridiana*, *L. simplicis*, *Weberia pseudofunesta*, *Chaetocyptera bicolor*, *Allophora hemiptera*, *Heliozeta pellucens*, *Ectophasia rubra*, *Gymnosoma clavata*, *G. carpocoridis*.

4° ESPÈCES ASSEZ RARES : *Clairvillia biguttata*, *Hyalomyia barbifrons*, *Helomyia lateralis*, *Clytiomyia continua*.

5° ESPÈCES RARES : *Brulléa ocypterina*, *Neocyptera interrupta*, *Cylindromyia brevicornis*, *Brumptalophora aurigera*, *Subclytia rotundiventris*, *Chryseria helluo*, *Clytlophasia dalmatica*, *Gymnosoma costata*, *Stylogymomyia nilens*.

6° ESPÈCES TRÈS RARES : *Ecatocypterops cylindrica*, *Ocypterula pusilla*, tous les *Phasiina* sauf *Weberia pseudofunesta*, toutes les *Dionaea s. l.*, *Hyalomyia Pandellii*, *Gymnosoma brachypellae*.

RÉSUMÉ

Le chapitre qui précède traite des aspects fondamentaux (fonction reproductrice exclue) de l'histoire naturelle des imagos de *Phasiinae* dans la nature, principalement en Europe occidentale.

Quant à la *distribution géographique*, je rappelle les travaux à consulter pour une étude des espèces paléarctiques; critiquant l'essai de Mme MONKO (1957) sur les éléments biogéographiques de la faune des *Phasiinae* d'Europe, je propose une représentation nouvelle des types de distribution de ces mouches, en utilisant de nombreuses données originales sur leurs habitats asiatiques.

et nord-africains; j'exprime enfin des réserves sur la présence de certains *Phasiinae* d'Europe hors de la Région Paléarctique. Je complète, à l'aide d'informations inédites, les données existantes sur la *distribution altitudinale* des *Phasiinae* dans les montagnes d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie Centrale.

En ce qui concerne l'*écologie*, je précise la répartition des *Phasiinae* selon les zones de *végétation* et j'énumère les biotopes du paysage agraire européen où ils se rencontrent; ces biotopes, très divers, sont toujours ensoleillés et fleuris, les massifs forestiers homogènes en sont exclus. Une discussion sommaire des *facultés de dispersion* des *Phasiinae* indique l'importance du rôle vecteur assumé par leurs hôtes.

Quant aux comportements trophique et de relation, l'observation du *rythme nyctéméral* d'activité des *Phasiinae* montre que ces mouches témoignent d'une *héliophilie* plus marquée que les autres Tachinaires et adoptent comme gîtes de repos nocturne les sommets de divers végétaux herbacés.

L'étude du *régime alimentaire* des adultes conduit à classer les *Phasiinae* parmi les Tachinaires floricoles à long rostre, se nourrissant de nectar. La liste des genres de Phanérogames qu'ils fréquentent en Europe montre que leurs *habitudes trophiques* dépendent simplement de la *succession chronologique* des floraisons et de l'abondance locale de telles ou telles plantes à fleurs.

L'examen du *comportement de relation* permet de distinguer des *altitudes* d'alimentation, de stationnement temporaire et de repos prolongé et divers types de *déplacements* (à courte et moyenne portée) dont les « danses » paraissent exclues.

A propos de la *phénologie des PHASIINAE en zone tempérée*, je relève l'insuffisance et les déformations systématiques des données acquises. Le cycle annuel de ces mouches, corrélatif d'une *longévité limitée* des imagos et de la *brièveté* du développement des larves est typiquement plurivoltin. Compte tenu des facteurs limitant le plurivoltinisme, la discussion des prétendus cycles univoltins et la présence ininterrompue d'imagos dans la nature durant une grande partie de l'année (d'avril à octobre en France septentrionale et centrale) permettent d'établir que la plupart des espèces présentent 2, sinon 3 générations annuelles, plus ou moins étalées dans le temps, voire se recouvrant en partie.

Concernant la *coïncidence spatio-temporelle des PHASIINAE avec l'hôte*, je rappelle que les espèces polyphages peuvent trouver partout des hôtes convenables et que les oligophages attaquent en général des Hétéroptères très eurytopes à vaste répartition; le cycle annuel d'une mouche n'étant pas rigoureusement synchronique du cycle d'un hôte déterminé à un stade donné, je souligne comment la *coïncidence phénologique* se trouve réalisée différemment selon les cas (développement de 2 générations du parasite sur une ancienne génération de l'hôte, sur les divers stades ontogénétiques d'hôtes de nouvelle génération, sur des hôtes d'espèces différentes).

Au sujet de l'*abondance des PHASIINAE dans la nature*, je donne quelques exemples d'abondance absolue des imagos (qui représentent, dans certains cas 2,3 % des insectes floricoles), je critique les taux de parasitisme établis selon des critères difficilement comparables et je conclus par une appréciation de l'abondance relative en France de quelques espèces suffisamment connues.

CHAPITRE VI

SEXUALITÉ ; PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| INTRODUCTION | 173 |
| A - SEXUALITÉ | 173 |
| 1 - <i>Sex-ratio</i> et déterminisme probable du sexe | 174 |
| 2 - Rapports des caractères morphologiques avec le sexe | 175 |
| B ANATOMIE DU TRACTUS GÉNITAL | 177 |
| 1 - Tractus génital mâle | 178 |
| 2 - Tractus génital femelle | 179 |
| C ACCOUPLEMENT | 183 |
| 1 - Conditions physiologiques de l'accouplement | 184 |
| 2 - Découverte du partenaire sexuel | 185 |
| 3 - Comportement de copulation | 187 |
| 4 - Aberrations de la reconnaissance du partenaire | 190 |
| D - PHYSIOLOGIE DE LA PONTE | 191 |
| 1 - Maturation des œufs | 193 |
| 2 - Descente des œufs dans les voies génitales | 196 |
| 3 - Fécondation et ponte normales | 198 |
| 4 - Modalités de ponte et « groupes parasitiques » | 201 |
| 5 - Altérations des processus réguliers | 202 |
| E - CAPACITÉS REPRODUCTRICES DES JEMELLÉS | 204 |
| 1 - Nature des œufs expulsés | 204 |
| 2 - Rythme de ponte | 205 |
| 3 - Fécondité | 207 |
| RÉSUMÉ | 207 |

INTRODUCTION

Consacrant le présent chapitre à la reproduction des *Phasiinae*, à l'exclusion de ses aspects parasitologiques (manœuvres de ponte, cf. Chap. VII, et découverte de l'hôte, cf. Chap. XII), j'examinerai, tout d'abord, la question de la sexualité, y compris celle, très importante chez ces mouches, des variations morphologiques dépendant du sexe.

L'anatomie des organes génitaux internes, quoique insuffisamment connue, ne fera l'objet que d'un simple rappel. Toutefois, instruit par ce que mes expériences m'ont révélé de la physiologie du tractus génital ♀, je serai à même de rectifier certaines interprétations.

Les sections les plus développées seront consacrées à l'accouplement et à la physiologie de l'appareil ♀ qui avaient été peu étudiés et au sujet desquels j'ai effectué de nombreuses observations originales.

Une mise en garde préalable s'impose, à savoir que bien des données écologiques, éthologiques ou même descriptives des auteurs ne sauraient être toujours prises à la lettre, dès lors qu'intervient le sexe.

Dans certains cas, les ♂♂ sont déterminés comme des ♀♀ et réciproquement. C'est l'erreur classique de ROBINEAU-DESVOIDY, en ce qui concerne les *Ectophasia* et *Allopharina*, et aussi celle des anciens auteurs qui ont pris les pièces acro-abdominales des ♀♀ de *Cinochirina*, *Leucostomatina* et *Phantina* pour des organes génitaux ♂♂. On la retrouve jusque chez des auteurs modernes; par exemple, l'*Allophora bathymyza* ♂ de SPEISER (1910 : 158) et l'*Allophora aethiopica* ♂ de BEZZI (1907 b : 88) sont des ♀♀ (cf. VAN EMDEN 1944 : 433 et MESNIL 1953 : 178).

Lorsque les sexes sont convenablement établis, ils peuvent être mal appariés (*Gymnosoma* de MESNIL 1952, cf. Contr. XXIV) ou ne pas avoir été reconnus comme appartenant à une espèce (le ♂ et la ♀ de *Cystogaster globosa*, *Xysta holosericea*, etc. ont longtemps passé pour des espèces différentes).

Enfin, la poecilandrie a donné lieu, même à notre époque, à la création de prétendues espèces dont on n'a jamais connu que le ♂ (par ex. certaines *Mormonomyia* de VILLENEUVE 1935 b).

A — SEXUALITÉ

En dehors des différences que peut impliquer la découverte de l'hôte (v. Chap. XII), les *Phasiinae* des deux sexes ont mêmes écologie et comportement général. La présente section sera donc limitée à la considération de la *sex-ratio* et des caractéristiques sexuelles morphologiques.

1. — SEX-RATIO ET DÉTERMINISME PROBABLE DU SEXE

Quelques auteurs mentionnent, chez divers *Phasiinae*, une abondance différente des ♂♂ et des ♀♀ (par exemple, chez *Brumplallophora aurigera*, GINSCHNER 1883 : 178; chez *Weberia pseudofunesla*, BEZZI 1891 : 78; chez *Chaelocyptera bicolor*, TUCCIMEI 1911 : 208; dans le genre *Xanthomelanodes*, SABROSKY 1950 : 363, etc.). Leurs informations, recueillies en des circonstances uniques sur de petits nombres d'individus, voire d'après des matériaux de collection n'ont pas de signification profonde. Étant données les différences possibles dans l'éthologie et l'écologie de la reproduction ou dans la rapidité de développement et la longévité des ♂♂ et des ♀♀, la proportion relative des sexes ne peut être établie correctement qu'au moment même de l'imaginalisation.

Les auteurs qui ont observé cette précaution pour diverses espèces de Tachinaires (PIELL 1915 : 60, ALLEN 1926 : 427, RIGGERT 1939 : 506, FINCK 1939 : 111, KANERVO & TALVITIE 1945 : 41-42, HAWBOLDT 1917 : 93) ont constaté l'égalité numérique des sexes.

Quant aux *Phasiinae*, BEARD (1940 : 634) a trouvé parmi 143 *Trichopoda pennipes* obtenus de pupes, 79 ♀♀ et 64 ♂♂, c'est-à-dire une *sex-ratio* ne s'écartant pas significativement de 1 et confirmée depuis par O'CONNOR (1950 : 67) et DIETRICK & VAN DEN BOSCH (1957 : 629) (1).

Considérant cette *sex-ratio* normale, il n'y a aucune raison d'envisager un déterminisme du sexe des *Phasiinae* autre que génétique, en dépit d'une courte note dans laquelle RAKSHPAL (1954) conclut à un « effect of the sex of the host on the sex of its parasite ».

Cet auteur a élevé 37 « *Allophora* » (non déterminées spécifiquement) de ♂♂ et de ♀♀ (dont il n'indique pas la proportion) du Pentatomide *Bagrada cruciferarum* Klrkaldy. Selon lui, les mouches ♂♂ et ♀♀ proviendraient respectivement de « small and light brown » puparia formés par les larves issues de punaises ♂♂, et de « large and dark brown » puparia formés par celles issues d'hôtes ♀♀. Ceci semble bien singulier, ne serait-ce qu'en raison du fait que, chez les *Allophorina*, les ♂♂ sont souvent plus gros, en moyenne, que les ♀♀. En réalité, rien n'indique que RAKSHPAL ait convenablement reconnu le sexe de ses mouches. Vue la détermination générique avancée, il peut s'agir de *Hyalomomyia*, de *Mormonomyia* ou d'*Allophorella*; dans ces genres, le polymorphisme des ♂♂ et les variations considérables de la taille dans les deux sexes interdisent la détermination du sexe d'après les caractères somatiques. Or, je suspecte qu'ici les petits individus élevés d'hôtes petits (♂♂) ont été déterminés comme ♂♂ et les individus plus gros, obtenus d'hôtes plus grands (♀♀) comme ♀♀ (2). L'observation est donc à reprendre et JOHANSSON (1958 : 82) me semble mal inspiré de l'avoir citée (sans consultation de l'original) dans une discussion sur les hormones sexuelles des insectes.

(1) Les chiffres de TISCHLER (1938 : 351-352, 1939 a : 277-278) et de CAPELOUTO (1949 : 32) relèvent de trop peu de cas pour être invoqués contradictoirement.

(2) RAINBY (1947 : 308) signale que les « *Allophora nasalis* » issues de *Dysdercus* ♂ sont plus petites en moyenne que celles issues d'hôtes ♀.

2. — RAPPORTS DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES AVEC LE SEXE

Depuis très longtemps, les auteurs ont noté que les *Phasiinae* présentent des différences morphologiques en rapport avec le sexe. LINNÉ (1758 : 596) avait déjà observé dans le genre *Gymnosoma* (sa *Musca rotundata*) « maculae 5 dorsales, in altero sexu distantes in altero contiguae ». Plus près de nous, LEACH (1815 : 421) a réuni (à tort), sous le nom de « *Phasia variabilis* », le *Conops subcoleopratus* de LINNÉ et les *Thereva subcoleoprata*, *hemiptera* et *crassipennis* de FABRICIUS « all of which he considers merely sexual distinctions and varieties ». ROBINEAU-DESVOIDY (1830 : 293) a même créé le nom de genre *Altophora*, dont l'étymologie s'explique par le dimorphisme sexuel des mouches correspondantes (cf. MIK 1894 : 49), etc.

Les progrès de la taxinomie diagnostique au XIX^e Siècle ont conduit à reconnaître des quantités de cas de dimorphisme sexuel, par exemple en ce qui concerne la chétotaxie orbitale (cf. BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 84-85).

A l'heure actuelle, des erreurs peuvent encore se produire quant à la détermination des sexes (v. *supra*), mais les faits descriptifs essentiels sont acquis. Étant donné qu'ils n'ont jamais donné lieu à un exposé d'ensemble, je voudrais, sans me livrer d'ailleurs à une énumération méthodique, insister sur l'existence, chez les *Phasiinae*, de deux catégories différentes de rapports des caractères morphologiques avec le sexe.

Certains caractères s'expriment, dans chaque sexe d'une unité taxinomique donnée, par une modalité propre à tous les individus de ce sexe, à l'exclusion de ceux de l'autre. Ce sont les *caractères sexuels secondaires* s. l. et l'on parle couramment de *dimorphisme sexuel*.

D'autres caractères présentent, dans l'un des sexes d'un taxon déterminé, diverses modalités d'expression; ce sont des *variants sexuels* au sens de CHAMPY (1924 : 156, 175, 222). Chez les Diptères, le sexe qui présente ces variants sexuels étant généralement le sexe ♂, l'on parle alors de *poecilandrie*. Lorsque certains variants sexuels des ♂♂ reproduisent des caractères des ♀♀, on parle de *gynécomorphie*, en donnant à ce terme une acception purement descriptive.

Caractères sexuels secondaires et variants sexuels se présentent avec des valeurs diagnostiques très différentes et j'en donnerai, ci-après, des exemples, aux divers niveaux taxinomiques.

a - Dimorphisme sexuel simple

Le dimorphisme sexuel des *Phasiinae* peut porter, comme chez bien d'autres Tachinaires (cf. TOWNSEND 1908 : 41 et Man. I : 220-227), sur de très nombreux caractères qui diffèrent radicalement chez tous les ♂♂ et chez toutes les ♀♀ d'un taxon donné, et parmi lesquels on peut rappeler :

- la forme générale du corps (abdomen long et pointu des ♀♀ de divers *Leucostomatina* dont les ♂♂ ont l'abdomen court et tachiniforme; abdomen aplati des ♂♂ de nombreux *Altophorina*, *Ectophasiina*, et *Trichopodina*);

- la forme et l'armature des appendices (arista antennaire renflée à l'apex d'*Ocypterula pusilla* ♂; article antennaire III élargi de *Lophosia fasciata* ♂; tibias postérieurs hautement pileux de *Cylindromyia pilipes* ♂; ongles et pulvilles allongés des ♂♂ de nombreuses espèces dans les diverses tribus);

- la coloration (*Cystogaster globosa* à abdomen noir chez la ♀, jaune à taches médianes noires chez le ♂);

- l'ampleur des ailes qui sont souvent plus larges chez les ♂♂ que chez les ♀♀, notamment dans plusieurs genres d'*Allophorina*, d'*Ectophasiina* et de *Trichopodina*;

- la pollinosité (*Gymnosoma* à disque thoracique doré chez les ♂♂, dénué chez les ♀♀);

- la chétotaxie (macrochètes orbitales propres aux ♀♀ dans de nombreux genres de *Cylindromyina*, *Leucostomatina* et *Hermyna*);

- la largeur du front (souvent plus étroit chez les ♂♂; cependant, chez *Helomyia lateralis*, contrairement à la règle valable pour maints Diptères, le front est le plus étroit chez les ♀♀);

- la pilosité générale (soies molles de la face ventrale de *Cylindromyia pilipes* ♂; pilosité générale des orbites des *Leucostoma* ♂♂).

Ces exemples ne sont nullement limitatifs, même en ce qui concerne les *Phasiinae* paléarctiques auxquels je les ai empruntés.

Tous les caractères énumérés ci-dessus sont des « tertiary sexual characters » (TOWNSEND Man. I : 220-227) « not obviously connected in any way with reproduction » (GEROULD 1923 : 497). D'autres, auxquels TOWNSEND (Man. I : 220) réserve l'appellation de caractères sexuels secondaires *s. str.*, seraient liés à tel ou tel aspect de la copulation ou de la ponte. C'est le cas des plages d'épérons du tergite II des *Besseria* et *Wahlbergia* ♀, de la spinulation des trochanters postérieurs des *Weberia* ♀, et, d'une façon générale, des nombreuses modalités particulières de spinulation de la face ventrale de l'abdomen chez les ♀♀ de *Phasiina* et *Cylindromyina*.

Il est intéressant de constater que tel caractère ayant valeur sexuelle dans une unité taxinomique ne l'a pas obligatoirement dans une unité voisine.

Au niveau de l'espèce, par exemple, le ♂ de *Weberia pseudofunesta* possède un rang complet de macrochètes marginaux sur l'urite I, alors que les ♂♂ des espèces congénères, semblables en cela aux ♀♀, n'ont que deux macrochètes médianes.

Au niveau du genre, les caractères sexuels secondaires des Tachinaires apportent souvent des éléments de diagnoses, à tel point utiles que TOWNSEND (1908 : 41) admet pouvoir leur accorder « generic rank when they can be correlated with equally constant characters in the opposite sex ». C'est le cas, chez les *Ectophasiina* par exemple, de la pilosité parafrontale présente dans les deux sexes chez *Ectophasia*, absente chez les ♂♂ de *Chryseria* et *Heliozeta*, absente dans les deux sexes de *Chlytiophasia* et *Chlytiomyia*, etc.

Au niveau des sous-tribus et des tribus, il existe certes de nettes tendances de groupe concernant ces caractères, mais elles ne sont pas toujours assez générales pour constituer des éléments de diagnose à ce niveau. C'est pourquoi je n'en ai pas fait état dans le Chap. III.

b - Dimorphisme sexuel compliqué de poecilandrie

La poecilandrie, fréquente chez les *Allophorina* (voir les descriptions des formes de ♂♂ des espèces européennes in GIRSCHNER 1887), s'observe en outre chez *Helomyia lateralis* (cf. VILLENEUVE 1903) et chez les *Ectophasia* dont les variants sexuels ♂♂ sont décrits au Chap. IV. La variation porte essentiellement sur la largeur et la coloration des ailes, la forme et la pollinosité de l'abdomen et, accessoirement, sur l'élargissement des tarses antérieurs.

Chez ces Diptères, la poecilandrie ne fait que s'ajouter au dimorphisme sexuel, car, même lorsque, par tels ou tels de leurs caractères, certains ♂♂ rappellent les ♀♀, ils ne sont jamais totalement de type ♀. Par exemple, les ♂♂ gynécomorphes d'*Ectophasia* conservent des ongles longs et un abdomen aplati, l'aile et la pollinosité de l'abdomen sont seules de type ♀.

La poecilandrie de ces mouches a vivement retenu l'attention et diverses hypothèses ont été avancées - parfois d'un mot seulement - pour en rendre compte.

L'hypothèse de l'hybridation (RONDANI 1842 : 459, 1861 c : 220 [*Phasia adulterina*!]; ROBINEAU-DESVOIDY 1863 : 211; NEUHAUS 1886 : 204; GIRSCHNER 1886 : 1) n'a jamais sérieusement retenu l'attention, non plus que celle du gynandromorphisme (GIRSCHNER 1887 : 409). De fait, les espèces sont toujours bien séparables et les ♂♂ toujours bien reconnaissables comme tels sans la moindre anomalie. L'hypothèse de variations allométriques figure implicitement dans PANDELLÉ (1894 : 91) et celle de variations liées au développement dans des hôtes différents est expressément formulée par GIRSCHNER (1886 : 1-2). Ces explications, pour être valables, supposeraient, d'une part, l'existence de variations comparables chez les ♀♀ et, d'autre part, une gradation continue, et non point discontinue, des variations observées.

Laissant de côté l'intéressante question de la signification phylétique des variants ♂, également soulevée implicitement par GIRSCHNER (1888 : 230)⁽¹⁾, je me bornerai à signaler ici qu'à mon avis, le problème de la coexistence en proportions importantes (il y a un tiers de gynécomorphes parmi les ♂♂ d'*Ectophasia rubra*) de ♂♂ de diverses formes est un problème de génétique.

Or, jusqu'à présent, la poecilandrie des ♂♂ de *Phasiinae* n'a pas été considérée comme le résultat du contrôle de caractères mendéliens par le sexe hétérogamétique ou *hérédité sex-limited* (sensu GEROULD 1923 : 498). Cette explication est cependant valable dans le cas du dichroïsme poecilogynique de certains Lépidoptères (où la ♀ est le sexe hétérogamétique) (cf. GEROULD 1923, HOVANITZ 1944).

B - ANATOMIE DU TRACTUS GÉNITAL

L'appareil génital interne des *Phasiinae* a été décrit par DUFOUR (1851 b : 296-297, 304) chez *Gymnosoma rotundata* s.l. ♂♀, *Chaetocyptera bicolor* ♂ et *Ectophasia crassipennis* s.l. ♀, par LABOULBÈNE (1884 : 20) chez *Brumptallophora aurigera* ♂♀, par PANTEL (1910 : 36, 95) chez *Gymnosoma rotundata*

⁽¹⁾ On notera, dans un même ordre d'idées, que PEYERYMHOFF (1910) cite certaines formes de Coléoptères poecilandriques rappelant des stades ancestraux.

s.l. ♀, *Xysta holosericea* ♀, *Allophorella obesa* ♀ et *Brumptalophora aurigera* ♀, par TOWNSEND (1911 a : 128, 1912 b : 302) chez *Xanthomelanopsis peruanus* Town. ♀, par ce même auteur (Man. VII : 17-194 et XII, fig. 17-22 et 99-100) chez les ♂♂ et les ♀♀ d'une vingtaine de genres de diverses sous-tribus, par BEARD (1940 : 626-627) chez *Trichopoda pennipes* ♂♀, par BROOKS (1945 b, fig. 20-21) chez *Siphopallasia dubia* ♂♀, par RUBTZOVA (1947 : 88, 95, fig. 1) chez *Phasia subcoleoprata* ♀ et *Helomyia lateralis* ♀, par TCHENNOVA (1947) chez *Ph. subcoleoprata* ♀, *H. lateralis* ♀ et *Gymnosoma clavata* ♀, par HORI (1960 : 44, fig. 77 ; 1961 : 75, fig. 55), enfin chez *Ectophasia sinensis* Villen. ♂♀.

L'anatomie du traetus génital se trouve ainsi connue, avec plus ou moins de détails, chez les *Gymnosomatina*, *Ectophasiina*, *Allophorina*, *Trichopodina*, *Cylindromyiina* et *Phaniina*, des deux sexes, et seulement chez les ♀♀ d'*Helomyiina* et les ♂♂ de *Leucostomatina*. Je résumerai, l'essentiel, de ces données, en y adjoignant quelques observations personnelles et en insistant sur le traetus génital ♀, le plus important du point de vue parasitologique.

1. — TRACTUS GÉNITAL MÂLE

Le tractus génital ♂ des *Phasiinae* présente le type même commun à l'ensemble des *Diptera calyptata* et décrit par TOWNSEND (Man. 1 : 116-118). Cet auteur utilise une terminologie très particulière qu'il tente de justifier (*l. c.* : 127-144) par un intéressant historique des recherches sur les organes génitaux internes des Diptères et Insectes en général. L'ontogénie différente des voies ectodermiques des deux sexes chez les insectes n'autorise cependant pas à reconnaître les homologies proposées. Je me servirai donc ici de la nomenclature traditionnelle.

Chez les *Phasiinae*, les deux TESTICULES, non lobés, variables de forme et de dimensions, occupent lors de l'émergence imaginal, une position moyenne dans l'abdomen, au niveau des urites III-IV. Lorsque les deux volumineux sacs aériens de la base de l'abdomen se remplissent d'air, les testicules se trouvent ultérieurement repoussés dans le bout de l'abdomen (observations personnelles, notamment sur *Gymnosoma clavata*).

Étant donné leur coloration souvent foncée, ils apparaissent, chez les espèces à téguments transparents, comme deux taches sombres au bout de l'abdomen. Ces « taches » ont été considérées comme de vrais caractères chromatiques par les anciens auteurs (GEOFFROY 1762 : 509, DE VILLERS 1789 : 486, MACQUART 1834 : 210) et même par GIRSCHNER (1888 : 231, n. 1), bien que SCHINEN (1862 : 523, note) en ait donné l'interprétation correcte chez *Subclytia*.

Les testicules de l'imago ne renferment que des spermatozoïdes, ainsi que je m'en suis assuré (sur des frottis colorés au carmin acétique) chez *Gymnosoma dolycoridis*, *Ectophasia rubra*, *Allophorella obesa* et *Clairvillia biguttata*.

Les deux CANAUX DÉFÉRENTS (*vasa efferentia* de TOWNSEND), plus ou moins longs et étroits, sont parfois réunis dans leur partie terminale en un canal commun (*Erythrophasia*, *Xanthomelanodes*, *Gymnoclytia*, *Paraphoranthia*). TOWNSEND (Man. I : 116) considère ce canal commun comme propre aux « lower forms »; l'interprétation ne vaut certainement pas à l'intérieur des *Phasiinae*, car des genres aussi voisins que *Gymnoclytia* et *Siphopallasia* présentent, ou non, ce « *vas efferens communis* » (cf. respectivement TOWNSEND, Man. VII : 55 et BROOKS 1945 b : *l. c.*)

Les deux canaux ou le canal commun débouchent dans la partie antérieure d'un canal impair, beaucoup plus large et souvent fort long, le CANAL ÉJACULATEUR (*vas deferens* de TOWNSEND). Celui-ci reçoit également, au même niveau, les deux canaux des deux GLANDES ANNEXES (*glandulae vehiculares* de TOWNSEND). Le canal éjaculateur décrit, autour de l'intestin postérieur, une boucle plus ou moins complète et se termine au BULBE ÉJACULATEUR. Ce dernier renferme un « internal rodlike to fanlike apodeme » (TOWNSEND *Man.* I : 17) que RUBTZOY (1951 : 200, 202) nomme « corps criblé » et dont il a donné quelques figures (notamment fig. 133). Le bulbe éjaculateur marque le début de la partie chitinisée des voies génitales ♂♂ et, par conséquent, la limite entre leurs parties méso- et ectodermiques. Le canal qui lui fait suite dans le phallus et que TOWNSEND nomme « ejaculatory duct » est donc un DUCTUS SEMINIS.

En consultant les auteurs cités, on relèvera l'existence de différences, dans la forme et les dimensions des divers organes, entre genres et même entre espèces (par exemple dans le genre *Ocypterodes*, TOWNSEND, *Man.* VII : 139).

2. — TRACTUS GÉNITAL FEMELLE

a — Description anatomique d'ensemble

Au contraire de ceux des ♂♂, les organes génitaux internes des ♀♀ d'*Oestro-muscaria* sont très diversement différenciés, ce qui a fourni aux auteurs l'une des bases pour la classification des types de reproduction chez les Tachinaires (v. Sect. D).

Il n'en est que plus intéressant de constater l'uniformité fondamentale du tractus génital ♀ chez les *Phasiinae*.

Chaque OVAIRE compte un nombre d'ovarioles variable selon les espèces (de 6 chez *Siphopallasia dubia* à 28 chez *Helomyia lateralis*) et même au sein des espèces (11 à 16 chez *Trichopoda pennipes*; 14-15 ou 17-25 chez *Phasia subcoleoprata*), voire de chaque côté chez un individu (j'ai trouvé 8 et 14 ovarioles à droite et à gauche chez une *Leucostoma meridiana*); les nombres de 12 à 15 paraissent fréquents dans la sous-famille.

Les ovarioles présentent jusqu'à 7 ou 8 chambres ovocytaires (*Eca-locypterops*, *Xanthomelanopsis*) et le plus souvent 5 ou 6.

Les deux OVIDUCTES PAIRS, plus ou moins longs et contournés, décrivent au moins une anse chez les ♀♀ gravides : les œufs accumulés dans la base des ovarioles repoussent vers l'arrière de l'abdomen la partie antérieure des oviductes qui remontent vers l'avant pour se réunir en oviducte commun.

L'OVIDUCTE COMMUN débouche dorsalement dans la partie antérieure du vagin. Celle-ci est plus ou moins nettement différenciée en un RÉCESSUS DE FÉCONDATION dont l'existence, chez les Tachinaires ovipares, a été signalée par PANTEL (1910 : 38) sous le nom de « récessus » ou « éperon antérieur de l'utérus ». Ce récessus reçoit également, à l'arrière de l'oviducte, les canaux des spermathèques et, plus en arrière encore, les canaux des glandes accessoires. Une constriction plus ou moins marquée le sépare du reste du vagin; divers muscles entourant le vagin s'insèrent à son niveau.

Le « preuterus » propre, selon TOWNSEND (Man. 1 : 120), aux formes vivipares, ne représente, à mon avis, qu'un degré supérieur de différenciation du récessus de fécondation. Topographiquement, anatomiquement et physiologiquement, les deux organes sont identiques : ils font suite à l'oviducte commun, précèdent le vagin (ou son homologue, l'utérus incubateur), reçoivent les spermathèques et constituent la chambre où les œufs sont fécondés un à un. Au reste, TOWNSEND décrit chez une Taehinaire ovipare, le *Phasiinae Paraphasia fenestrata* (Bigot), et sous le nom de « preutero-vagina » (Man. VII : 64), un récessus de fécondation particulièrement différencié.

LES SPERMATHÈQUES sont d'ordinaire au nombre de trois chez les *Phasiinae*, comme l'ont constaté les auteurs et comme je l'ai vérifié dans des genres jusqu'alors non disséqués (*Weberia*, *Leucostoma*).

D'après TOWNSEND (Man. VII), chez de nombreux *Cylindromyia* (*Ecatocypterops*, *Neocyptera*, *Ocypterodes* et *Phyllophilopsis*) et certains *Phasiina* (*Apinops*), deux des spermathèques diffèrent de la troisième par leur forme et la réunion de leurs canaux évacuateurs. Chez *Cylindromyia brassicaria* cependant, les trois spermathèques rondes sont identiques et leurs canaux indépendants. Chez *Epigrimyia*, les trois canaux des spermathèques seraient réunis; je ne suis pas certain que ce genre appartienne aux *Phasiinae*.

LES DEUX GLANDES ACCESSOIRES, dont la fonction demeure énigmatique, sont synétriques. Il s'agit dans la plupart des cas de simples sacs allongés cylindriques, pourvus d'un fin canal évacuateur, plus ou moins long. Toutefois, chez *Leucostoma meridiana*, chaque glande comprend un certain nombre de lobes, ramifiés ou non, et le canal évacuateur est renflé au point d'insertion sur le vagin. Ces caractères, non encore signalés chez les *Oestromuscaria*, sont tout à fait intéressants, dans la mesure où ils pourraient avoir valeur sous-tribale.

Au sujet des variations de détails des spermathèques et des glandes annexes, on consultera les auteurs cités et l'on retiendra la possibilité de différences spécifiques (cf. TOWNSEND Man. VII : 53).

Chez tous les *Phasiinae* que j'ai disséqués (*Gymnosoma*, *Ectophasia*, *Phasia*, *Cylindromyia*, *Weberia*, *Leucostoma*), le VAGIN est un simple tube élargi, à paroi mince, privée de musculature propre. Il est logé, sans y adhérer, dans une bourse extrêmement musculeuse, sphérique (*Gymnosoma*) ou allongée (*Cylindromyia*) selon la forme générale de l'abdomen de la mouche, et de dissection difficile comme le signale PANTEL (1910 : 96) chez *Xysta holosericea*.

Diverses erreurs concernant cet organe sont couramment énoncées dans la bibliographie relative aux *Phasiinae*; je les examine dans les trois paragraphes suivants.

b - Absence d'utérus incubateur

Le vagin des *Phasiinae* n'est jamais un « utérus incubateur » au sens de PANTEL (1910 : 192) et les données contraires trouvées dans la bibliographie n'entraînent aucune conviction. Il s'agit des cinq cas suivants :

1° PANTEL (1910 : 94) a déclaré que la ♀ de « *Cercomyia curvicauda* Fallén » possède un long utérus intestininforme, dans lequel les œufs s'accumulent en une rangée unique. TOWNSEND s'est contenté de ces données pour placer

le genre *Weberia* (= *Phania* Town.) dans les « maggot injecting farms » de ses *Cyldromyitini* (Man. 111 : 67). En fait, je ne crois pas que la *Cercomyia curvicauda* de PANTEL soit une *Weberia*, car une dissection de *W. pseudo-funesta* m'a montré un vagin banal, tout entier contenu dans une poche de muscles du diplo-urite VI-VII de la ♀; il s'agit sans doute, selon la confusion classique, d'une *Gymnopeza* - genre étranger aux *Phasiinae*.

2° TOWNSEND (1911 b : 164) a sommairement signalé chez une « *Ocyptera* » ♀, disséquée en 1908, un « uterus containing elongate eggs, some of which developing maggot »; il a cependant publié simultanément (1911 a : 131) une information contradictoire en déclarant sa dissection insuffisante et les larves 1 d'*Ocyptera* inconnues de lui. Personnellement, je n'ai jamais trouvé, chez *Cyldromyia brassicaria* et *Chaocyptera bicolor*, que des œufs non incubés; le vagin de ces espèces est de contenance fort limitée.

3° TOWNSEND (Man. VII : 110), dans le genre *Epigrimyia* de ses *Cyldromyitini*, a décrit la partie terminale des voies génitales ♀♀ comme suit : « preuterus elongate and tubelike, as long as egg; uterus in a single coil, maggots rather obliquely set in 3 very regular rows, capacity about 60 ». Cette observation, nulle part ailleurs publiée, est certainement personnelle à l'auteur et assez ancienne, puisqu'elle remonterait aux années 1908-1911, époque de ses dissections. Elle crée un doute, soit sur l'appartenance du genre aux *Phasiinae*, soit sur l'identité de la ♀ de l'espèce disséquée. Je rappelle, à ce sujet, que la distinction des genres *Siphophyto*, *Coronimyia* et *Epigrimyia* est fort délicate - cf. REINHARD 1946 - et que les deux premiers appartiennent aux *Phytoinae Siphonini* de TOWNSEND (Man. IV : 148), groupe dont l'anatomie génitale ♀ est bien celle prêtée à *Epigrimyia*.

4° Contrastant singulièrement avec la précédente par son peu de détails, l'observation de TOWNSEND (Man. VII : 94) sur le genre *Beskia* indique simplement que cette mouche possède, « an incubating uterus and injects maggots into the host ». Il s'agit, là encore, d'une donnée originale, mais assez troublante. En effet, d'une part, avant toute dissection, TOWNSEND (1891 : 375), puis BRAUER & BERGENSTAMM (1893 : 190) avaient reconnu les affinités des genres *Epigrimyia* et *Ocypterosipho* [= *Beskia*], et, d'autre part, le type de *Beskia* est cimicophage (COSTA-LIMA 1935 l). Il serait donc utile de savoir si *Beskia* s. str. (type du Brésil) est bien synonyme d'*Ocypterosipho* (d'Amérique du Nord) car TOWNSEND a, sans nul doute, disséqué une espèce néaretique. Il faudrait également s'assurer que les « précisions » anatomiques de TOWNSEND ne relèvent pas davantage d'une interprétation de la « parenté » *Beskia-Epigrimyia* que d'une observation précise.

5° BARANOFF (1934 a : 165), décrivant la nouvelle espèce *Kosempomyiella rufiventris*, qu'il classe dans la « Subfamille der Phasiinen » a signalé que « in Uterus des Weibchens befanden sich mehr als 800 Larven ». TOWNSEND (Man. VII : 41) a placé cette espèce dans son genre *Austrophasiopsis*, en exprimant des doutes sur l'existence de cet utérus incubateur. Je douterais plutôt du bien fondé de l'inclusion du genre parmi les *Phasiinae*, car j'ignore ce que BARANOFF entendait par « Phasiinen » en 1934.

Ces « exceptions » ne pouvant être prises en considération, l'absence d'utérus incubateur doit être tenue pour générale chez les *Phasiinae*.

c - La notion d'utérovgin

Le terme utérovgin (uterovagina) a été introduit en diptérologie par TOWNSEND (1911 a : 127) pour désigner la partie terminale des voies génitales ♀♀ chez les Tachinaires qui ne présentent pas d'utérus incubateur au sens de PANTEL (1910 : 192).

L'on vient de constater l'absence d'utérus incubateur chez les *Phasiinae*; il ne s'ensuit pas, pour autant, qu'il faille employer le terme créé par TOWNSEND.

Cet auteur (Man. 1 : 124) définit l'uterovagina des *Oestro-muscaria* comme suit : « This is a single organ with a double function. It is present only in those forms lacking an incubating uterus and has been improperly termed the vagina. Its function is more than vaginal. It has no incubative function but it has a distinct fertilization function. It receives the eggs and holds them during fertilization, the spermathecal ducts discharging into its dorsal wall basally. It is a short enlargement of the reproductive tube, taking its origin at the insertion of the common oviduct and being inserted into the base of the ovipositor. It is not furnished with tracheal masses at any point. It is neither uterus nor vagina but a combination of the two. Nor can any dividing line be drawn to separate it into parts with a uniform uterine or vaginal function. It alternately assumes its two distinct functions. During copulation, the whole organ is vaginal in function. During fertilization of the egg, it is wholly uterine in function. It holds one or a few eggs until they have been fertilized and then passes them to the ovipositor for deposition ».

Les arguments figurant dans cette définition sont surtout d'ordre physiologique. Ceci est évidemment insuffisant pour justifier, du point de vue morphologique, un néologisme, car il existe maints exemples d'organes parfaitement homologues assurant des fonctions différentes. Mais il y a plus grave : le schéma physiologique de TOWNSEND ne correspond pas — du moins chez les *Phasiinae* — aux faits physiologiques mêmes, tels que je les ai mis en évidence expérimentalement (v. Sect. D).

Tout d'abord, le vagin des *Phasiinae* n'est pas tout à fait un organe simple : son récessus antérieur correspond, comme je l'ai souligné, à un pré-utérus plus ou moins séparé de l'ensemble de l'organe; il possède, en outre, une partie postérieure exsertile. Seul le récessus antérieur, et non point la totalité de l'organe, constitue une chambre de fécondation recevant l'oviducte commun, les canaux des spermatheques et des glandes accessoires. Lorsqu'en cas de ponte différée, un œuf séjourne dans le vagin, on le trouve dans la partie moyenne de cet organe et non point dans le récessus de fécondation. Enfin, l'œuf ne passe évidemment pas directement de la chambre de fécondation aux pièces ovipositrices qui ne s'en saisissent d'ailleurs jamais, mais il est expulsé par la partie postérieure exsertile de l'organe.

Il convient donc d'écarter l'emploi, quant aux *Phasiinae*, du terme *uterovagina*, sans fondement morphologique réel et qui, du point de vue physiologique, ne rend pas mieux compte que le terme vagin de la localisation différente des fonctions de fécondation, rétention et expulsion de l'œuf.

d Musculature et fonctions du vagin

Les muscles attachés, d'une part, à la striction de la partie antérieure du vagin et, d'autre part, aux sclérites des derniers ritres et aux pièces génitales, ont apparemment de multiples fonctions : appel de l'œuf dans le recessus de fécondation, expulsion de l'œuf, extrusion de la partie postérieure du vagin, manœuvre des pièces génitales. Que la ponte exige la perforation du tégument de l'hôte ou l'insinuation sous une couverture de celui-ci, ces fonctions sont communes à l'ensemble des *Phasiinae* et, si des différences anatomiques vraies existent en ce domaine chez ces Diptères, elles portent plutôt sur les insertions musculaires que sur la présence même de la musculature périvaginale (1).

(1) Je rappelle (v. a. supra) que le vagin n'a pas de musculature pariétale propre.

La distinction par TOWNSEND (Man. I : 145) de *Phasiinae* à « uterovagina simple » (*Trichopoda*, *Gymnosoma*) et à « muscular uterovagina » (*Allophora*, *Cylindromyia*) est, en effet, totalement artificielle. L'auteur, se contredisant une première fois, signale, chez les *Gymnosomatina* (Man. III : 46) un « uterovagina very large and very muscular », précisant même que cet « heavily muscled uterovagina evidently functions in securing firm attachment » de l'œuf sur l'hôte. Il se contredit une nouvelle fois en attribuant (Man. III : 54) à ses *Phasiini* (i.e. *Allophorina* + *Ectophasiina* + *Gymnosomatina* partim) un « uterovagina heavy and muscular in the piercing forms [Allophora par exemple], moderately muscular in the others » [i.e. pondant sur l'hôte].

Plus qu'une problématique corrélation entre épaisseur de la musculature et mode de dépôt des œufs, il importe de souligner l'exertilité de la partie postérieure du vagin. TOWNSEND n'a noté cette propriété que chez ses *Cylindromyini* (Man. III : 65, VII : 107) et aucun auteur n'a complété son observation. En fait, la partie postérieure du vagin est capable d'extrusion entre les pièces génitales chez tous les *Phasiinae* que j'ai examinés sur le vivant lors de pontes provoquées à l'acétate d'éthyle (*Gymnosoma* sp. pl., *Ectophasia* sp. pl., *Clytiomyia continua*, *Phasia subcoleoprata*, *Allophora hemiptera*, *Hyalomyia pusilla*, *Allophorella obesa*, *Helomyia lateralis*, *Neocyptera auriceps*, *Leucostonia* sp. pl., etc.). Ce vagin exertile peut saillir entre les pièces génitales sur une longueur considérable; chez *Gymnosoma dolycoridis*, il atteint, projeté vers l'avant, les hanches postérieures de l'insecte (?); chez *Helomyia lateralis*, il est long comme trois fois, environ, la pièce postgénitale.

Cette propriété correspond au fait que la partie postérieure du vagin représente, chez les *Phasiinae*, l'ovipositeur au sens étymologique du mot; les pièces génitales ne touchent pas à l'œuf, leur rôle n'étant selon les cas, que de guider la partie exertile du vagin ou de permettre son insinuation sous telle ou telle couverture de l'hôte, voire de perforer le tégument de celui-ci.

C — ACCOUPLEMENT

L'accouplement des Diptères (cf. PARMENTIER 1954) présente des modalités fort diverses selon les groupes. Il n'a été étudié vraiment qu'en ce qui concerne les Diptères de laboratoire (*Drosophila*, *Musca*, *Culex*) ou d'intérêt économique (*Trypetidae*, cf. FÉNON 1962) ou encore ceux chez lesquels le phénomène s'accompagne de parades spectaculaires (*Empididae*). Partout ailleurs (pour les Tabanides, cf. par ex. BAILEY 1949), il est généralement mal connu. Ceci vaut notamment pour les Tachinaires où le phénomène n'a qu'assez rarement été observé dans la nature (v. par ex. le cas d'*Archytas analis* [F.] cité par ALLEN 1926 : 426).

Quant aux *Phasiinae*, les observations des auteurs sur l'accouplement dans la nature sont pratiquement inexistantes. J'en ai relevé, pour la faune paléarctique, une quinzaine qui, hormis celles citées plus loin, ne renferment que la mention du fait, sans descriptions ni informations sur les circonstances dans lesquelles il se produit. En dehors de la Région Paléarctique, les seuls *Phasiinae* qui aient été observés *in copula* dans la nature sont des *Trichopoda* (JOHNSON 1901 : 294, DRAKE 1920 : 71). Les observations *in vitro* ont porté sur la seule espèce néarctique *Trichopoda peneipes* (BEARD 1940 : 634, O'CONNOR 1950 : 61-67).

[1] Au repos, dans cette espèce, la partie postérieure du vagin apparaît pliée en accordéon transversalement.

En ce qui me concerne, je n'ai observé le fait, dans la nature, qu'assez occasionnellement (une douzaine de cas pour plus de 3 000 imagos récoltés) mais avec une certaine précision. Par ailleurs, j'ai pu obtenir, *in vitro*, l'amplexus et l'intromission chez *Gymnosoma rotundata*, *G. dolycoridis*, *G. clavata*, *Cystogaster globosa*, *Phasia subcoleoprata* et *Ectophasia rostrata*, l'amplexus sans intromission chez *Helomyia lateralis* et enfin, l'accouplement non observé de *Clytiophasia dalmatica*.

Je suis donc à même d'apporter diverses précisions sur les conditions physiologiques du phénomène, les circonstances de la découverte du partenaire sexuel, le comportement de copulation et certaines aberrations de la rencontre des sexes.

1. — CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DE L'ACCOUPEMENT

a - Absence de délai de maturation

Il ne paraît pas exister, chez les *Phasiinae* ♂♂ ou ♀♀, de période de maturation antérieure à l'accouplement.

Les imagos de diverses espèces peuvent copuler dès les quelques heures ou les 2-3 jours qui suivent leur émergence (MILLIKEN & WADLEY 1923 : 30; JOURDAN 1935 a : 83; TAYLOR 1945 : 13 du sep.). BEARD (1940 : 634) signale même que *Trichopoda pennipes* ♂ s'accouplerait à partir de la 2^e heure suivant l'émergence imaginale. O'CONNOR (1950 : 64) confirme ce fait pour les ♀♀, mais remarque (p. 67) que celles qui copulent avant l'âge de 2 heures ne pondent parfois pas. Ce délai, en effet, représente certainement un minimum, car il égale sensiblement le temps nécessaire au jeune imago pour déplier ses ailes et acquérir sa forme et sa pigmentation définitives.

Quoiqu'il en soit, des imagos fort jeunes peuvent s'accoupler; j'ai obtenu la copulation de ♂♂ et de ♀♀ de *Phasia subcoleoprata* ayant un jour au plus (la ♀ n'a pas encore d'œufs mûrs), de ♀♀ de *Gymnosoma clavata* imaginalisées depuis environ 4 et 8 heures et d'une ♀ de *Clytiophasia dalmatica* âgée de 7 heures au plus.

Au demeurant, les ♀♀ de *Phasiinae* prises dans la nature et dont on provoque la ponte donnent toutes des œufs fécondés, ce qui témoigne que la fécondation intervient très tôt après l'émergence; de même, la plupart des ♂♂ à ongles cassants (? lors de la copulation, cf. 3 b *infra*) ont déjà des ongles brisés lorsqu'on les capture.

b - Age et nombre des partenaires

Quoique l'accouplement précoce soit de règle, la possibilité des copulations ne dépend pas de l'âge des partenaires. J'ai obtenu l'amplexus d'une ♀ d'*Helomyia lateralis* de 6 jours et la copulation de ♀♀ de *Phasia subcoleoprata* de 7, 8 et 23 jours. Un ♂ de *Clytiophasia dalmatica* a copulé à 12 jours et 1 ♂ de *Gymnosoma clavata* à 19 jours! Selon O'CONNOR (1950 : 65-66), et DIETRICK & VAN DEN BOSCH (1957 : 628), les ♂♂ âgés de *Trichopoda pennipes* copulent plus volontiers.

Le nombre des partenaires que peut rechercher un ♂ est sans doute élevé; des ♂♂ de *Gymnosoma clavata* et *Clytiophasia dalmatica* ont fécondé 2 ♀♀; des ♂♂ de *Phasia subcoleoprata* ont copulé avec 2, 3 et jusqu'à 4 ♀♀.

D'après O'CONNOR (1950 : 65), une même ♀ peut accepter plusieurs ♂♂; j'ai, quant à moi, souvent observé qu'une même ♀ tolère plusieurs amplexus, plus ou moins distants, de la part d'un même ♂ et des intromissions plus nombreuses encore. Cependant, une seule copulation suffit à assurer, durant toute la vie des ♀♀, la production d'œufs fécondés, ainsi que je m'en suis assuré dans le cas de *Gymnosoma clavata*. La précaution que prend O'CONNOR (l. c.), de faire copuler chaque jour les ♀♀ pour réduire le pourcentage d'œufs stériles me paraît donc inutile, et d'autant plus que la ponte d'œufs stériles dépend surtout du fonctionnement du vagin (v. Sect. D).

2. — DÉCOUVERTE DU PARTENAIRE SEXUEL

Il n'existait, au sujet de la découverte du partenaire sexuel chez les *Phasiinae*, aucune observation directe. Par ailleurs, certains auteurs (VASSILIEV 1913 : 35, JACENTKOVSKY 1939 a : 5) ont expressément considéré l'accouplement de ces mouches comme un phénomène rare. À supposer que cette rareté ne tint pas à la brièveté de l'acte (v. *infra*), l'on aurait donc pu supposer qu'il se produit dans des circonstances écologiques ou horaires particulières. En réalité, il faut écarter cette hypothèse, mais, les auteurs n'ayant rien publié à ce sujet, je crois nécessaire d'entrer dans le détail de mes observations avant de discuter la signification générale du cas des *Phasiinae*.

a - Observations personnelles

Les accouplements de *Phasiinae* que j'ai constatés dans la nature sont les suivants :

- 9.VII.1953, environ 16 h 30, Richelieu, un accouplement de *Hyalomyia pusilla* sur des *Achillea millefolium* où j'ai récolté au total, ce jour, 14 individus de l'espèce.

- 27.VIII.1954, vers 15 h, Richelieu, plusieurs individus de *Hyalomyia pusilla* sur des fleurs de *Daucus carota* et amorçant, pour autant qu'on en puisse juger, des manœuvres de copulation.

- 14.IX.1954, entre 16 et 17 h 30, Richelieu, j'aperçois, sans pouvoir les capturer, 1 ♂ et 1 ♀ de *Chaetocyptera bicolor*, in copula, sur tiges sèches de *Pastinaca* sp.

- 1.VIII.1957, 14 h 45, St-Jean-de-Lozne (Côte d'Or), un couple d'*Allophorella obesa*, in coitu, au repos, sur une tige de graminée, à proximité de touffes d'*Achillea millefolium*.

- 7.IX.1957, 16 h 07, Richelieu, un couple de *Gymnosoma rotundata*, peut être en simple amplexus (mais la ♀ a cependant pondu des œufs fécondés), sur fleurs de *Daucus carota*, dans une station riche en *Phasiinae* divers; observation par temps couvert et venteux.

- 27.VII.1958, 13 h 52 et 13 h 56, Thomery (S. & M.), observation de 2 couples différents de *G. rotundata* en amplexus sur fleurs de *Daucus carota* parmi une grande abondance de mouches de la même espèce (48 ♂♂ et 18 ♀♀ capturés en 1 h 30 - v. Chap. V, p. 166).

- 3.VIII.1958, 15 h 28, même station, un ♂ de *G. rotundata* en cavalier sur une ♀, sur fleurs de *Daucus carota*; ces fleurs m'ont permis la capture de 20 ♂♂ et 7 ♀♀ de la même *Gymnosoma*.

- 3.VII.1960, 14 h 11, plateau d'Oncy (S. & M.), un couple de *Hyatomyia pusilla* sur une inflorescence d'*Achillea millefolium*; observation de l'amplexus et de l'Intromission durant une minute avant la rupture du couple.

- 10.IX.1960, 16 h 06, Richelleu, Stion 24, un couple de *Gymnosoma* sp. (du groupe *coloratae*) au repos, le ♂ en cavalier sur la ♀, au sommet d'une tige sèche d'*Echium vulgare*, parmi les *Verbascum thapsus*; le couple, sans rompre l'amplexus, quitte au vol cette tige pour une autre voisine et semblable, sur laquelle se produit une intromission typique; le couple toujours en amplexus s'envole et est perdu de vue; dans cette station, les deux *Gymnosoma* du groupe *coloratae* étaient abondantes sur les *Verbascum* (v. b).

- 9.VII.1961, 11 h 34, forêt de Fontalnebeau (S. & M.), un couple de *G. rotundata* (intromission observée) sur un capitule de *Cirsium arvense* dans une clairière à *Senecio jacobaea*; le couple se transporte au vol sur un autre capitule semblable.

De ces cas, concernant 5 espèces de 3 sous-tribus différentes, je conclus que l'accouplement des PHASIINAE a lieu, aux heures normales d'activité, sur les fleurs ou dans la végétation voisine que ces mouches fréquentent régulièrement (1).

b - Discussion

Le caractère peu élaboré de la rencontre des sexes chez certains Cyclorhaphes est signalé depuis longtemps (PÉREZ 1911 : 10, SURCOUF 1921, PARMENTER 1954 : 105). J'en puis donner pour nouvel exemple le cas de mouches domestiques cherchant à copuler avec des *Ectophasia* mortes que je venais de préparer.

En ce qui concerne les *Phasiinae*, certains faits suggèrent que, dans le choix de la ♀, le ♂ pourrait procéder par essais et erreurs (présence naturelle d'œufs d'*Ectophasia* sur les ♂♂ d'espèce différente, v. 4 *infra*; tentatives de ♂♂ de *Gymnosoma rotundata* pour copuler *in vitro* avec des ♀♀ mortes ou d'autres ♂♂).

Il est donc intéressant d'avoir observé, comme GIRSCHNER (1886 : 2) et DRAKE (1920 : 71), que la jonction des sexes s'effectue souvent dans les conditions habituelles d'existence des Mouches, au sein de populations relativement riches en individus.

Mais il est plus intéressant encore de constater que, dans certains cas, les ♂♂ et les ♀♀ se rencontrent ensemble, non seulement sur les fleurs qu'ils butinent, mais aussi sur les plantes nourricières de leurs hôtes Hétéroptères!

(1) Je n'ai effectué — à Richelleu — que deux observations discordantes. Le 13.VII.1953, entre 19 et 20 h, j'ai pris, sur des tiges de *Lampyris communis*, parmi une végétation rudérale exposée à l'W, 7 *G. rotundata* immobiles, dont une ♀ isolée et trois couples en amplexus (♂ en cavalier sur le dos de la ♀). Le 1.IX.1960, à 18 h 05, j'ai capturé un couple de *G. dolycoridis* en amplexus, simplement posé (et non pas en posture de repos nocturne) à l'ombre sur des fruits secs de *Tortilis ulthricus*. Vu la longue durée de l'amplexus des *Phasiinae* (v. *infra*) et étant donné que ces mouches ne copulent jamais sur leurs supports de repos nocturne (cf. Chap. V), ces cas ne constituent pas des exceptions à la règle posée, car rien n'indique que les couples, formés dans les conditions normales avant mon observation, ne se seraient pas rompus un peu plus tard.

Le fait a été rapporté sans commentaires par HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) et BEARD (1940 : 635). Il s'observe encore chez *Gymnosoma dolycoridis* et *G. carpocoridis* dont les ♂♂, comme les ♀♀, fréquentent régulièrement les feuilles et les tiges des *Verbascum* où vivent leurs hôtes. TISCHLER (1939 : 278) avait déjà mentionné, sur *V. thapsiforme*, 2 ♂♂ de « *G. rotundata* » (sa fig. 19 montre qu'il inclut sous ce nom des espèces du groupe *coloratae*). J'ai, quant à moi, observé et capturé sur *V. thapsus*, à Richelieu, des dizaines de *Gymnosoma* des deux espèces et des deux sexes. Les ♂♂ se tiennent posés à l'extrémité des grandes feuilles ou explorent les tiges à la manière des ♀♀ en quête d'hôtes (cf. Chap. XII). Ceci suggère la possibilité d'un rapprochement sexuel lié à un comportement écologique plus spécialisé que la floricolie et aussi celle d'une découverte du partenaire sexuel par affût (? sur les feuilles des *Verbascum*) ou par exploration (? le long des hampes florales).

Le comportement, à peine étudié, de la découverte du partenaire sexuel chez les *Phasiinae* ne peut donc se « décréter d'un coup de plume » (1) et réserve sans doute d'intéressantes observations.

3. — COMPORTEMENT DE COPULATION

a - Observations des auteurs

Les descriptions existantes du comportement de copulation des *Phasiinae* concernent les *Ectophasia* et *Trichopoda pennipes*.

Quant aux *Ectophasia*, ROBINEAU-DESVOIDY (1841 : 274) signale chez « *Phasia crassipennis* » les faits suivants : « la femelle emporte son mâle, plus petit, entre les pattes, et vole avec lui; elle introduit son organe copulateur dans celui du mâle. Cette opération du coit s'exécuta sous mes yeux, sur un chardon. La femelle fait tous les frais de mouvements; le mâle n'a l'air que d'un patient ».

RONDANI (1842 : 458), ayant observé d'assez nombreux accouplements d'*Ectophasia rubra* (sa *Phasia dissimilis* n. sp.), indique que : « l'individuo più grande era quello che soprastava trasportando a suo talento l'individuo minore che teneva stretto fra le sue gambe ».

VASSILIEV, enfin, rapporte (1913 : 35, je traduis) : « Je n'ai eu qu'une fois l'occasion de voir la Phasie disparate (piestraïna phasia = *Ectophasia crassipennis* s. l.) en train de s'accoupler; dans cette espèce comme chez d'autres *Phasiinae* que j'ai observés (*Gymnosoma rotundata*, *Anantha lateralis*) cet acte est vraisemblablement de très courte durée et n'excède pas quelques minutes, au bout desquelles chacun des individus apparés s'envole de son côté. »

De ces données, fort sommaires, l'on peut retenir que le ♂ (déterminé comme ♀ par ROBINEAU) est juché sur le dos de la ♀, qu'un vol sans rupture du couple est possible, mais que l'intromission a lieu au repos (ROBINEAU).

Quant à *Trichopoda pennipes*, DRAKE (1920 : 71) observe les faits suivants : « During copulation both sexes face in the same direction, the

(1) J'emprunte à GRASSÉ (1925 : 20) cette formule valable pour tous les phénomènes biologiques.

male being uppermost. The process closely resembles that of the ordinary house-fly. Mating usually takes place while the pair is resting on some foliage, but in one instance a pair was observed on the wing with both sexes actively flying (hovering) near the flowers of rattle-box [*Crotalaria urasmensis*]. The period of duration, as timed in the breeding cages, was found to vary from about one to twelve minutes. Observations show that coition is repeated several times, even during the egg-laying period. »

Ces données ont été complétées par O'CONNOR (1950: 64) qui, observant la même espèce, précise que « a male frequently remains mounted on a female for a considerable time without being able to mate » et que (p. 67) : « during copulation, the flies remain still for several minutes, and can be handled without being disturbed ».

Ces données confirment les précédentes et montrent en outre que l'amplexus peut être long.

b - Observations personnelles

Mes observations dans la nature (v. 2 *supra*) et *in vitro* confirment celles des auteurs et les complètent, notamment en ce qui concerne l'amplexus jusqu'alors mal connu.

Elles m'ont permis de constater que l'accouplement des *Phasiinae* présente partout (*Gymnosoma*, *Cystogaster*, *Ectophasia*, *Hyalomyia*, *Phasia*, *Helomyia*) un certain nombre de traits communs, mais qu'il offre aussi quelques variantes probablement spécifiques et diverses fluctuations occasionnelles.

Je décrirai les faits en distinguant l'amplexus - phénomène long et complexe, l'intromission et la rupture du couple.

1° AMPLEXUS - Le ♂, qui se juche brutalement sur la ♀ au repos ou s'empare d'elle lors d'une lutte confuse, adopte rapidement une position en cavalier, plus ou moins parallèle ou oblique sur le dos de sa partenaire. Ses ailes demeurent le plus souvent au repos, tandis que celles de la ♀ sont toujours au moins légèrement écartées et quelquefois totalement étendues, voire tordues vers l'avant.

Le ♂, en amplexus, ne prend appui sur la ♀ que par ses tarsi. Les antérieurs, étendus vers l'avant, reposent sur le front ou sur les yeux de la ♀, ou, plus rarement, sur les côtés du thorax ou sur les pattes. Les moyens, étendus latéralement, s'accrochent en général au bord costal de la base des ailes de la ♀, ou, à l'occasion, en position plus antérieure (côtés du thorax, apex des fémurs antérieurs) ou plus postérieure (cuillerons, dos de l'abdomen). Les tarsi postérieurs, plus ou moins repliés en dedans, reposent sur le dos ou sur les côtés des urites III-IV de la ♀, après avoir été éventuellement traînants vers l'arrière. Cependant, les pattes postérieures du ♂ peuvent aussi - toujours en simple amplexus - enserrer assez fortement l'abdomen du partenaire : entre fémur et tibia, les tarsi opposés se croisant sous l'abdomen de la ♀ (*Ectophasia rostrata*), ou par enfoncement de l'apex des tibia dans les membranes entre les côtés des tergites (*Phasia subcoleoprata*).

Avec ou sans intromission, l'amplexus peut se prolonger, sans rupture, de quelques secondes ou minutes à plusieurs minutes ou même beaucoup

plus. J'ai ainsi observé, *in vitro*, un amplexus de 25 mn chez *Ectophasia rostrata* (le ♂ était un gynécomorphe), de 34 mn chez *Gymnosoma clavata* et de 58 mn chez *Phasia subcoleoprata* (où les amplexus de 20-30 mn sont fréquents).

Vu ces durées relativement longues, il est singulier que l'amplexus des *Phasiinae* n'ait pas été plus souvent observé dans la nature. Il y a donc lieu de supposer que l'amplexus une fois réalisé, sur les fleurs ou plantes fréquentées par les deux sexes, le couple s'envole pour poursuivre sur quelque autre support, peut-être ombragé, les manœuvres répétées de l'intromission. C'est ce que suggèrent les données de ROBINEAU-DESVOIDY (*l. c.*) et de DRAKE (*l. c.*) et mes observations des 10. IX. 1960 (Richelieu), 1. VIII. 1957 (St-Jean-de-Losne) et 9. VII. 1961 (Fontainebleau) (v. 2 *a supra*).

Les partenaires en amplexus demeurent très calmes et l'on n'observe que des trémulations irrégulières et faeultatives des antennes ou des ailes de l'un ou l'autre sexe. Le ♂ et la ♀ peuvent effectuer des mouvements de toilette des pattes antérieures et postérieures et des ailes. L'on s'explique par là qu'un ♂ puisse transporter sur son dos un œuf qu'il aurait reçu sur ses tarsi d'une ♀ avec laquelle il a copulé ou tenté de copuler (v. 4 *infra*).

Chez *Ectophasia rostrata*, où je n'ai malheureusement effectué qu'une observation, j'ai toutefois constaté des mouvements particuliers de la part du ♂. Très souvent, il tape de ses tarsi antérieurs les yeux, l'épistome, les parafrontaux et les antennes de la ♀, par trois ou quatre coups, alternativement d'un côté et de l'autre; plus rarement ses pattes moyennes battent simultanément les pleures thoraciques de la ♀; l'extrémité de son abdomen peut taper le dos de l'abdomen de la ♀ et même râcler rythmiquement le dos de son urite IV; enfin, le ♂, sans modifier la position de ses pattes, peut osciller d'avant en arrière au-dessus de la ♀, sans la toucher. Je n'ai rien vu de semblable chez les *Gymnosoma*, ni chez *Phasia subcoleoprata*, cependant observées à maintes reprises.

2° INTROMISSION - L'intromission peut se produire à un moment quelconque de l'amplexus. On observe tout d'abord un mouvement de glissement à reculons du ♂ avec élongation des pattes et, si nécessaire, report vers l'arrière des positions d'acrochage des tarsi; puis, la face ventrale de l'abdomen du ♂ s'applique étroitement sur les derniers tergites de la ♀, le forceps médian se soulève, le phallus pénètre dans le vagin de la ♀ dont l'abdomen s'est quelque peu redressé. Dans certains cas (*Phasia subcoleoprata*) les pièces génitales du ♂, par des manœuvres assez longues, réalisent un contact étroit avec celles de la ♀.

Le ♂, selon sa taille, se trouve alors dressé plus ou moins obliquement à l'extrémité de l'abdomen de la ♀.

Durant l'intromission, les ♀♀ de *Phasia subcoleoprata* et de *Hyalomyia pusilla* frottent avec leurs pattes postérieures les pattes postérieures du ♂.

Les intromissions durent le plus souvent de 30 secondes à une minute chez les *Gymnosoma* et de 1 à 2 minutes et demie chez *Cystogaster globosa*. Chez *Phasia subcoleoprata*, où les genitalia du ♂ emprisonnent étroitement celles de la ♀, j'ai observé des intromissions de 4 à 9 minutes.

Il peut se produire, au cours d'un même amplexus, jusqu'à 4 (*Gymnosoma clavata*) et 6 intromissions (*Phasia subcoleoprata*) et sans doute

plus. Un même ♂ de *G. clavata* a réalisé, à 15 jours d'intervalle, avec deux ♀♀ successives, 14 amplexus d'une durée totale d'environ 93 mn et 22 intrusions d'une durée totale de 9 à 10 mn.

3° RUPTURE DU COUPLE ET CONSÉQUENCES DE L'ACCOUPLEMENT

Il est fréquent qu'au cours de l'amplexus ou des intrusions, la ♀ se secoue énergiquement de droite à gauche ou rejette brusquement sur ses yeux ou sur son dos ses deux tarsi antérieurs ou l'un d'entre eux; ces mouvements désarçonnent quelquefois le ♂ et précèdent, dans ce cas, la rupture du couple; celle-ci est toujours rapide et d'analyse difficile.

On notera que les ♂♂ des *Phasiinae* à ongles longs et fins se récoltent presque toujours avec tous leurs ongles brisés. C'est bien à tort que les anciens auteurs ont fait des ongles courts un caractère taxinomique des *Ectophasia* (MACQUART 1834 : 201) ou de *Clytiophasia dalmatica* (= *sola* Rondani, cf. BEZZI 1895 : 58). TOWNSEND (1897 b : 272), dans le cas des *Trichopoda*, donne une explication plausible en suggérant que « these injuries are perhaps received in pairing ».

4. — ABERRATIONS DE LA RECONNAISSANCE DU PARTENAIRE

J'ai observé les 11 cas suivants de ♂♂ de *Phasiinae* portant NATURELLEMENT un œuf de leur propre espèce ou d'un autre *Phasiinae* :

- 3 ♂♂ d'*Ectophasia rubra* porteurs chacun d'un œuf de leur espèce;
- 1 ♂ d'*Ectophasia rostrata* porteur d'un œuf de son espèce;
- 5 ♂♂ d'*Ectophasia rostrata* porteurs chacun d'un œuf d'*Ectophasia rubra*;
- 1 ♂ d'*Allophorella obesa* porteur d'un œuf d'*Ectophasia rubra*;
- 1 ♂ d'*Helomyia lateralis* porteur de deux œufs d'*Ectophasia rubra*.

En signalant précédemment (Contr. XVII) les premiers de ces cas, j'avais été conduit à penser que les ♂♂ recevaient ces œufs au cours de manœuvres d'accouplement. Admettant qu'une ♀ fécondée (10 des 12 œufs observés s'étaient développés) puisse pondre sous l'influence d'une excitation telle qu'une tentative de copulation, mes observations sur l'amplexus et l'intrusion me permettent aujourd'hui d'envisager les mécanismes d'adhérence des œufs sur les ♂♂.

Si l'œuf émis demeure à l'orifice du vagin, il pourra adhérer facilement à la face ventrale des derniers segments pré-génitaux du ♂ qui réalisent, lors des tentatives d'intrusion, un étroit contact avec l'extrémité de l'abdomen de la ♀ (un cas d'œuf d'*Ectophasia rubra* sur *E. rostrata*).

Si l'œuf est reçu par les pattes de la ♀, celle-ci en effectuant des mouvements de lancer arrière de ses tarsi antérieurs, pourra déposer son œuf (ou 2 œufs jumeaux, dont un stérile, comme il arrive souvent lors des pontes provoqués d'*Ectophasia*) sur les côtés du thorax du ♂ (cas de deux œufs d'*E. rubra* sur *Helomyia lateralis*).

Si, enfin, l'œuf est expulsé sur les pattes postérieures du ♂, plus ou moins croisées sous l'abdomen de la ♀, le ♂, en procédant à des mouvements de toilette, pourra déposer cet œuf sur son dos (cas de tous les autres œufs trouvés sur ♂♂ d'*Ectophasia* et de l'œuf sur ♂ d'*Allophorella*).

Beaucoup d'œufs émis en de telles circonstances sont certainement perdus, d'où le petit nombre de cas observés.

L'expulsion et le transfert d'œufs, lors de tentatives de copulation, sont beaucoup moins singuliers que le caractère *hétérospécifique* de la majorité des œufs observés sur ♂♂ de *Phasiinae*, lequel permet de penser que ces ♂♂ procéderaient par essais et erreurs pour trouver le partenaire sexuel convenable (v. 2 b *supra*).

Mais, l'on ne possède, par ailleurs, aucune preuve de l'existence d'hybrides interspécifiques chez les Tachinaires. Chez celles de ces mouches dont la taxinomie a été sérieusement étudiée, les problèmes spécigraphiques les plus difficiles sont solubles sans recourir à l'hypothèse d'hybrides interspécifiques, hypothèse que je n'ai jamais eu à soulever pour la taxinomie des *Phasiinae*. Quant aux arguments expérimentaux, je rappelle que le croisement interspécifique de *Carcelia* attribué à THOMPSON (d'après HOWARD & FISKE 1911 : 299-300) a été formellement démenti par THOMPSON lui-même (1923 a : 185 n. 1; cf. DUPUIS 1960 : 450).

Il faut donc admettre qu'il existe, chez les *Phasiinae*, entre espèces congénères, souvent mêlées, aux mêmes heures, dans les mêmes biotopes, une amixie génétique ou, éventuellement éthologique, dépendant de l'acceptation ou du refus des ♂♂ par les ♀♀.

Une étude comparative des manœuvres d'accouplement d'espèces voisines serait nécessaire pour apprécier le bien fondé de cette dernière hypothèse.

D — PHYSIOLOGIE DE LA PONTE

Les modalités de la ponte des Tachinaires ont de profondes répercussions sur le développement, le comportement et la spécificité parasitaires de leurs larves au stade I, aussi certains auteurs se sont-ils souciés de rapporter les modalités observées à quelques « groupes parasitiques » définis.

Dans un premier essai, TOWNSEND (1908 : 117) établit cinq groupes, en n'utilisant, comme critères de classification, que la nature des germes pondus (œufs ou larves) et leur mode de dépôt (sur ou dans l'hôte, ou loin de l'hôte); l'auteur, à cette époque, exclut les *Phasiinae* des Tachinaires (l. c. : 118).

La classification de PANTEL (1910 : 31-33), beaucoup plus complexe, part du principe (l. c. : 30) que, « pour distribuer les espèces en groupes homogènes au point de vue parasitique, il faut tenir compte de tout un ensemble de conditions du premier développement ontogénétique, avant tout des caractères de l'œuf et de l'appareil femelle, tant interne qu'externe, de l'incubation intra- ou extra-utérine et enfin des particularités biologiques ou éthologiques de l'introduction de la larve dans le corps de l'hôte ». La prise en considération de tous ces critères, simultanément et sur un pied d'égalité, conduit l'auteur à reconnaître 10 groupes.

Dans ce système, très vite devenu classique, les *Phasiinae* se répartissent entre les groupes I et IX. Le groupe I (espèces collant sur le corps de l'hôte un œuf court macrotipe) renferme *Cystogaster globosa*, *Gymnosoma rotundata*, *Ectophasia « crassipennis »* et *Stylogymnomyia nilens*. Le

groupe IX (espèces introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation réunis, des larves écloses ou sur le point d'éclore) comprend *Allophora hemiptera*, *Brumptalophora aurigera*, *Allophorella obesa*, *Xysta holosericea* et, avec doute, *Cylindromyia brassicaria*. « *Weberia curvicauda* », donnée comme type du groupe VIII (pp. 33, 94) n'est probablement qu'une *Gymnopeza* (v. supra Sect. B). *Leucostoma anatis* est considérée comme *incertae sedis*.

La « Einteilung in 10 biologische Gruppen auf Grund der Fortpflanzungsverhältnisse » de BAER (1920 : 202-205) reproduit simplement celle de PANTEL; l'auteur adjoint toutefois les *Clytiomyia* au groupe I, les *Leucostoma* au groupe IX et *Phania* et *Besseria* au groupe VIII.

La seconde classification de TOWNSEND (Man. 1 : 144-152), proposée pour l'ensemble des *Oestro-muscaria*, est plus analytique encore que celle de PANTEL. L'auteur reconnaît 39 « female reproductive system groups » et pense que « many more remain to be defined » (l. c. : 151). La séparation des groupes repose sur des caractéristiques anatomiques et des adaptations morphologiques dont les moindres variantes sont prises en considération.

Dans ce système, les *Phasiinae* sont répartis dans les groupes IX et X, définis (l. c. : 145) comme suit :

« Group IX - *Trichiopoda* [sic], *Gymnosoma* ... - No uterus - Ovale to oblong flattened white to yellow or fleshcolor thick chorion unincubated eggs deposited on insect host. Uterovagina simple. »

« Group X - *Phasia* [i. e. *Allophora*], *Cylindromyia* - No uterus. Muscular uterovagina. Elongate subcylindric whitish thin chorion unincubated eggs injected beneath integument of insect host. »

Comme je l'ai indiqué dans la Sect. B, la distinction des deux types de vagin ne s'impose nullement.

Les fondements des systèmes de PANTEL et de TOWNSEND sont essentiellement statiques; il s'agit du type des œufs et des genitalia internes et externes des ♀♀, tels qu'on peut les établir par la dissection, du mode d'infestation (réel ou supposé) de l'hôte, de la nature (plausible ou observée) des germes pondus, du mécanisme d'éclosion et du comportement infestant des larves I (démontrés ou déduits de la morphologie).

Lors même qu'ils sont bien établis, la signification relative de ces critères n'apparaît pas, leur importance les uns par rapport aux autres demeurant inconnue, faute d'observations biologiques et physiologiques. Or, l'ignorance de l'importance, fondamentale ou accidentelle, de tel ou tel de ces traits conduit à les tenir tous pour également significatifs et à les hiérarchiser arbitrairement, c'est-à-dire, en définitive, à multiplier les groupes sans dégager de notions vraiment compréhensives.

J'ai constaté, en ce qui concerne les *Phasiinae*, que si l'on pousse l'analyse dans le détail, il n'y a pas d'espèce identique sous tous les rapports parasitiques à la fois, ou, même, que certains individus d'une espèce pourraient, selon les circonstances, entrer dans des groupes différents.

Il en serait ainsi : d'une *Gymnosoma rotundata* expulsant ordinairement des œufs non incubés et, après privation d'hôte, un œuf déjà éclos; d'une *Ectophasia* expulsant des œufs jumaux ou isolés; d'une *Gymnosoma carpocoridis* insérant ses œufs à chorion mince sous le scutellum d'un hôte imago, mais les déposant à l'occasion sur la marge ventrale d'un hôte au

stade V; d'une larve d'*Ectophasiina* ou de *Gymnosomatina* éclosant avec succès au pôle antérieur de l'œuf, en dépit du cas général d'éclosion au pôle postérieur; d'une larve de *Gymnosoma dolycoridis* éclosant par perforation de la barre basilaire épaisse du scutellum de l'hôte, plutôt que dans la fine membrane séparant le scutellum du métanotum; d'une larve d'*Ectophasiina* ou d'*Helomyia* pénétrant dans l'hôte après un petit trajet sur son tégument en dépit du cas général de la pénétration au point d'adhérence de l'œuf, etc.

Pour distinguer les faits importants des faits accidentels, il faut étudier les uns et les autres en action, dans des circonstances variées permettant d'en saisir l'enchaînement, sinon les causes. L'adoption de ce point de vue dynamique me conduit à considérer, ci-après, quant à la ponte, non point des traits structuraux, mais, successivement, les *fonctions* de maturation, descente, fécondation, ponte ou rétention des œufs.

1. — MATURATION DES ŒUFS

Je n'ai jamais obtenu d'aucune espèce, par quelque moyen que ce soit, l'expulsion d'œufs non mûrs, c'est-à-dire non fécondables. Je n'examinerai donc pas ici — sauf discussion de points de détail — les processus antérieurs à la maturation des œufs. Au surplus, ce sujet a été partiellement traité par PANTEL (1912, notamment : 37-41 et 99-102), qui a étudié, chez *Gymnosoma rotundata* (*), la choriogénèse en général, la différenciation de la crypte respiratoire et celle de la couche adhésive.

J'ai pu effectuer des observations sur les *Ectophasiini* (*Ectophasiina* + *Gymnosomatina*), qui pondent sur l'hôte, et sur diverses espèces des sous-tribus qui pondent dans l'hôte et préciser ainsi les caractéristiques des œufs mûrs et la physiologie proprement dite (rythme et conditions) de leur maturation.

a — Caractéristiques de l'œuf mûr

L'œuf mûr est l'œuf fécondable (que l'on trouve dans l'oviducte commun) et, *a fortiori*, l'œuf fécondé (dans le vagin) et l'œuf pondu (sur l'hôte). Il est aisé de recueillir, par la dissection ou les interventions expérimentales mentionnées au Chap. I, des œufs de ces diverses catégories et de les comparer.

Chez les *Ectophasiini*, les œufs mûrs présentent, dans chaque espèce, un ensemble de caractères constants : dimensions définitives, chorion ayant en chaque point son épaisseur, sa coloration et son ornementation définitives; crypte de position et dimensions définitives; couche adhésive ventrale non alvéolée.

L'alvéolisation de cette couche décrite par PANTEL (1912 : 37) comme une « zone en gâteau d'abeilles » et que j'ai personnellement observée chez les *Ectophasia* et *Gymnosoma*, est, en effet, un caractère de l'œuf ovarien

(*) Je ne suis pas certain que PANTEL ait toujours et uniquement observé *G. rotundata* s. str.; la plaque sous-génitale citée en 1910 (p. 40) peut être celle de cette espèce, mais l'œuf décrit en 1912 (p. 37, fig. 67) pourrait être celui de *G. clavata*; les précisions qu'apporte l'auteur sont très insuffisantes.

en cours de maturation. Chez des œufs de plus en plus mûrs, les parois des alvéoles s'épaississent peu à peu jusqu'à confluer et l'alvéolisation a disparu lorsque l'œuf se trouve dans la base des ovarioles.

Les seules différences que l'on constate entre les œufs mûrs tiennent non pas à des degrés différents de maturité, mais à des phénomènes tardifs de fécondation et de « tannage ».

L'œuf, dans l'oviducte commun, présente, dans le prolongement du micropyle, une petite hernie, fort bien décrite par PANTEL (1912 : 54), chez les Tachinaires en général, sous le nom de « conducteur micropylaire ». Cette formation est d'observation difficile, aussi bien dans les milieux de dissection que dans les milieux de montage; certaines dissections de *Gymnosoma* m'ont cependant montré qu'elle se résorbait après passage dans le récessus de fécondation, à moins que l'œuf n'y soit pas fécondé, auquel cas, le conducteur micropylaire s'observe encore dans l'œuf pondu sur l'hôte.

Les œufs mûrs, extraits de la base des ovarioles, des oviductes pairs, de l'oviducte commun ou du vagin, sont comme enrobés dans une couche de substance gluante, opalescente, gonflable dans l'eau et plastique. Cette couche est très mince et assez transparente à la face dorsale de l'œuf, mais particulièrement épaisse et opaque à sa face ventrale. De tels œufs, extraits des voies génitales dans l'eau physiologique puis montés directement dans le milieu de Berlese, se déforment et se distendent considérablement.

Les œufs récoltés sur hôte, au contraire, sont brillants dorsalement et leur couche adhésive ventrale, transformée en un ciment solide hyalin, porte l'empreinte des détails du tégument sous-jacent de l'Hétéroptère. Ces œufs ne se déforment pas dans le Berlese et ne subissent qu'une distension normale eu égard aux propriétés de ce milieu.

J'ai pu observer, après DRAKE (1920 : 71), les modifications subies par l'œuf au sortir des voies génitales. Dans les quelques minutes qui suivent son dépôt sur le tégument de l'hôte, l'œuf, d'abord opalescent, gluant et mou, devient rapidement un objet brillant, sec et solide, fixé à l'hôte par un ciment hyalin qui cesse d'être gonflable et plastique.

J'ai pu reproduire ces modifications avec des œufs extraits à frais des ovarioles ou des oviductes et que j'ai laissés sécher sur lame à l'air libre⁽¹⁾. Les œufs ainsi traités adhèrent parfaitement à la lame et se comportent dans le milieu de Berlese comme des œufs pris sur l'hôte.

L'on échappe difficilement à l'idée que la couche opalescente et la couche adhésive du chorion subissent, au contact de l'air, un « tannage » qui confère à l'œuf une forme définie, non altérable. Ce « tannage » n'a pas été observé par PANTEL qui ne paraît pas non plus avoir cru que la couche adhésive ventrale puisse n'être que l'homologue — en plus épais — de la couche opalescente du chorion.

Dans les groupes autres que les *Ectophasiini*, les observations font en général défaut. Des œufs d'*Allophorina*, *Cylindromyiina* et *Leucostomatina*, je dois simplement dire, qu'en l'absence de différenciations choriales évidentes, le seul critère pour juger de la maturité d'un œuf consiste à comparer ses dimensions à celles de l'œuf pondu (cf. Tabl. B).

(1) Ceci exclut tout rôle des glandes accessoires dans les modifications observées; au demeurant, ces glandes existent chez tous les *Phasiinae*, y compris ceux dont les œufs, dépourvus de couche adhésive, sont introduits directement dans le corps de l'hôte.

b - Conditions de la maturation des œufs

J'ai étudié la maturation des œufs en fonction de l'âge et de l'alimentation des ♀♀ et par rapport à la ponte.

1° AGE DES FEMELLES - Certains *Gymnosomatina* et *Ectophasiina* présentent, dans les parties basales des ovarioles, avant même l'émergence imaginale, un petit nombre d'œufs mûrs (?). BEARD (1940 : 634, 637) et VIKTOROV (1960 : 103) en ont déjà fait l'observation, respectivement chez *Trichopoda pennipes* et *Chryseria helluo*.

Cette circonstance favorise évidemment la ponte dans les 24 heures qui suivent l'émergence imaginale (v. Sect. E). Je n'ai pu l'étudier comme il aurait été souhaitable, mon matériel d'élevage étant réservé aux expériences de ponte.

Elle n'est peut-être pas absolument générale chez les *Phasiinae*. En effet, TCHERNOVA (1947 : 72) signale avoir disséqué des ♀♀ d'élevage de *Phasia subcoleoprata* qui ne renfermaient aucun œuf cylindrique et RUBTZOV (1947 : 88) donne comme extraits de l'ovaire « mûr » des œufs présentant des dimensions plus faibles que celles que j'ai observées (cf. Tabl. B).

D'après mes observations, une ♀ de cette espèce disséquée six heures après son émergence imaginale possédait de nombreux ovocytes, dont certains cylindriques, longs de 700 μ , mais aucun qui atteignit les 1 100 μ de l'œuf mûr; une seconde ♀, âgée de quatre jours, ne présentait que des œufs de 900 μ de long au maximum; enfin, je n'ai obtenu les premières pontes provoquées de deux autres ♀♀ que les 5^e et 6^e jours après l'émergence.

Point n'est besoin d'éventuels cas intermédiaires pour admettre que les différences constatées n'ont rien d'essentiel, car les 3 à 10 œufs mûrs des ♀♀ de *Gymnosoma* et autres, à l'émergence, ne représentent qu'une faible fraction de leur production totale d'œufs. Simplement, selon les espèces ou les circonstances du développement des individus, le début de la maturation des œufs est plus ou moins tardif.

Très vraisemblablement, cette maturation est ensuite continue car les ♀♀ d'âge quelconque, prises dans la nature et sitôt disséquées, présentent un nombre d'œufs mûrs variable au total selon le nombre d'ovarioles, mais qui n'excède guère deux à trois par ovariole. Or, l'importance de ce stock d'œufs est très inférieure à la fécondité des espèces. C'est ainsi que chez 35 ♀♀ de *Gymnosoma* de diverses espèces, j'ai trouvé en moyenne 17 œufs mûrs par individu (et deux fois seulement plus de 30 œufs mûrs à la fois : 35 et 52) alors que la fécondité dans ce genre dépasse largement 100 œufs (v. Sect. E). Comme il est exclu que des ♀♀ prises au hasard aient toutes effectué des pontes égales, il faut admettre que la maturation des œufs ne porte jamais sur la totalité du stock à la fois et se poursuit durant toute la vie imaginale. TAYLOR (1945 : 13 du sep.) et, dans une moindre mesure, BEARD (1940 : 637) ont déjà admis le même fait en ce qui concerne respectivement *Epineura rubens* et *Trichopoda pennipes*.

(¹) J'ai même observé cinq œufs mûrs dans l'abdomen d'une *Chryseria helluo* endocéphale, morte dans le puparium. (cf. Chap. IX, Sect. C).

Les *Phasiinae* diffèrent nettement, à cet égard, des Tachinaires ovarvipares, dont tous les œufs mûrissent simultanément et qui vivent encore le temps nécessaire à l'incubation de ces œufs dans l'utérus.

2° ALIMENTATION — La maturation des quelques œufs mûrs présents dans certaines ♀♀ à l'émergence ne requiert pas d'aliment extérieur. La maturation d'œufs additionnels en nombre normal s'obtient au laboratoire, avec un aliment simplement sucré. Ceci ne saurait surprendre, étant donné que le régime alimentaire des *Phasiinae* dans la nature ne paraît pas davantage comprendre d'éléments azotés (v. Chap. V). La source de ceux-ci serait dans les réserves accumulées, sous forme de corps gras, par la larve au cours de sa vie dans l'hôte.

Lors de l'émergence imaginale, que la ♀ renferme ou non quelques œufs déjà mûrs, les lobules de corps gras sont extrêmement abondants et volumineux. Chez la ♀ de *Phasia subcoleoprata* âgée de six heures et déjà citée, les lobules blancs de corps gras avaient souvent 150 ou 200 μ de diamètre et jusqu'à 400 μ . Chez une ♀ de quatre jours, ces lobules n'avaient plus que 75-100 μ ou, au maximum, 150 μ de diamètre. Chez les ♀♀ plus âgées de diverses espèces, ayant pondu de nombreux œufs, le corps gras a pratiquement disparu.

Ces faits n'ont rien que d'assez banal, mais l'origine préimaginale des éléments essentiels à la maturation des œufs est à souligner.

3° INFLUENCE DE LA PONTE — L'existence de réserves de corps gras et une alimentation sucrée abondante et régulière ne suffisent nullement à assurer une production d'œufs continue; même bien nourries, les ♀♀ qui ne pondent pas ne présentent jamais, quelque âge qu'elles atteignent, un nombre d'œufs mûrs très élevé.

Par exemple, deux ♀♀ de *Gymnosoma clavata* obtenues *ab ovo* et pondant régulièrement m'avaient livré, au 13^e jour, 88 et 113 œufs, alors que TCHERNOVA (1947 : 71) n'a extrait que 40 œufs mûrs d'une ♀ de cette espèce et de cet âge, mais n'ayant pas pondu. De même, dans 7 ♀♀ d'*Ectophasia rostrata* gardées 14-21 jours sans pondre, je n'ai recueilli que de 17 à 31 œufs mûrs par ♀, nombres qui ne diffèrent pas significativement de ceux relatifs aux ♀♀ disséquées dès la capture.

Il faut donc admettre que la ponte régulière est un stimulant normal de la maturation continue des œufs et que le rythme de maturation suit celui de la ponte (v. Sect. E). Les *Phasiinae*, par là encore, diffèrent profondément des Tachinaires ovarvipares dont tous les œufs mûrissent et passent dans l'utérus incubateur indépendamment de toute ponte extérieure. J'ignore par quel processus l'arrêt de la ponte entraîne celui de la maturation des œufs.

2. — DESCENTE DES ŒUFS DANS LES VOIES GÉNITALES

L'œuf des *Phasiinae* n'abandonne la chambre ovocytaire que lorsqu'il est mûr, car l'on ne trouve, dans la base des ovarioles et au-delà, que des œufs mûrs. D'autre part, il ne quitte, en général, l'oviducte commun que si la ponte de l'œuf qui le précède détermine son admission dans le vagin (v. 3 *a infra*).

Il est intéressant, pour la considération ultérieure des mécanismes de ponte (cf. Chap. VII), de relever les orientations antéro-postérieure et dorso-ventrale des œufs dans les segments successifs des voies génitales.

a - Orientation antéro-postérieure des œufs

L'étude de l'orientation antéro-postérieure des œufs est facile pour ceux d'entre eux qui présentent des différenciations polaires évidentes : grande crypte respiratoire au pôle antérieur (*Gymnosomatina*, *Ectophasiina* et *Trichopodina*), pédoncule antérieur (*Helomyia*), mucron ou pointe du pôle postérieur (divers *Allophorina*, *Leucostomatina* et *Cylindromyiina*).

Les différenciations tenues pour antérieures ou postérieures selon qu'elles sont ou non dirigées vers la tête de la ♀ dans l'œuf ovarien, méritent également ces qualificatifs si l'on considère la larve I en développement, dont la tête apparaît effectivement au pôle antérieur (v. Chap. VIII). Ce fait est constant chez les Insectes et PANTEL (1910 : 42) qualifiait déjà, à bon droit, chez *Gymnosoma*, le pôle micropylaire d'antérieur. TOWNSEND, à bon droit, a commis certaines erreurs d'orientation des œufs (v. Chap. II, Sect. A).

Le fait notable est que, dans toute la longueur des voies génitales, l'œuf, à quelque type qu'il appartienne, conserve son orientation antéro-postérieure initiale. De la sorte, à la ponte, son pôle postérieur sort toujours en premier, ainsi que je l'ai vérifié, lors de quantité de pontes provoquées à l'acétate d'éthyle, chez divers *Gymnosomatina*, *Ectophasiina*, *Allophorina*, *Cylindromyiina*, *Leucostomatina* et chez *Helomyia lateralis* (1).

b - Orientation dorso-ventrale des œufs

L'étude de l'orientation dorso-ventrale des œufs de *Phasiinae* n'est possible que s'ils présentent une section transversale non circulaire. Dans notre faune, seuls les œufs d'*Ectophasiina* et de *Gymnosomatina* offrent cette particularité; leur face ventrale mince, plane et plus ou moins adhésive porte antérieurement le micropyle; leur face dorsale est bombée et plus épaisse; chez *Gymnosoma dolycoridis* elle porte, en outre, deux ailettes postérieures caractéristiques. Cette dissymétrie permet de suivre l'orientation dorso-ventrale des œufs aux niveaux successifs des voies génitales.

Les œufs mûrs dans la base des ovarioles se présentent de champ par rapport à la ♀ et, pour la plupart, la face dorsale dirigée vers l'extérieur de la mouche. Cette position résulte probablement de la convexité générale de l'abdomen. Dans les oviductes pairs la face dorsale est tantôt interne tantôt externe par rapport à la ♀.

Quelle que soit leur orientation aux niveaux précédents, les œufs prennent dans l'oviducte commun une position uniforme : leur face dorsale est tournée vers la face dorsale de la mouche. Ceci implique une rotation de 90° de l'œuf sur son axe longitudinal par rapport à sa position dans les ovarioles. Cette nouvelle position se retrouve dans le récessus de fécondation et dans le vagin et ce, dans toutes les espèces d'*Ectophasiini*.

(1) En dépit du rapprochement de TCHERNOVA (1947 : 69), le pédoncule antérieur de l'œuf de cette dernière espèce n'est en rien comparable au pédicelle postérieur de l'œuf de *Carcelia cheltoniae* (Rond.) décrit par PANTEL (1910 : 99).

Étant donné que l'extrusion du vagin projette celui-ci vers l'avant de la mouche, l'œuf en rétention, dont la face ventrale repose sur le plancher du vagin, sortira avec sa face ventrale en regard des sternites du préabdomen de la mouche. Ce fait constant devra être pris en considération dans l'étude de la réalisation de l'adhérence de l'œuf sur l'hôte.

3. — FÉCONDATION ET PONTE NORMALES

La condition naturelle de l'expulsion de l'œuf des *Phasiinae* est la présence d'un hôte spécifiquement et mécaniquement convenable (cf. Chap. VII et XII).

Par ailleurs, dans toutes mes expériences de ponte sur l'hôte, j'ai constaté, conformément aux observations de DRAKE (1920 : 71) et de TAYLOR (1945 : 13 du sep.), que les œufs sont pondus un à un; si une ♀ dépose sur l'hôte plusieurs œufs lors d'une même attaque, il y a, en effet, autant de manœuvres d'extrusion du vagin que d'œufs pondus.

La ponte au contact de l'hôte et l'émission des œufs un à un sont deux faits importants, car, étant donné le rythme de fécondation (*a* ci-dessous) ils conditionnent directement l'oviparité des *Phasiinae* (*b* ci-dessous).

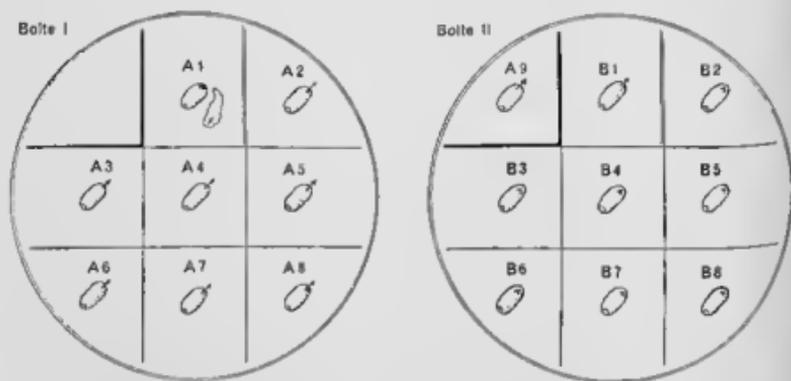


FIG. 55. — Œufs d'une même ♀ d'*Ectophasiini* obtenus lors de pontes en séries quelques heures par jour et mis à incuber dans l'ordre des pontes; expérience montrant que le premier œuf de chaque série quotidienne devance les autres œufs de sa série et présente un développement synchrone de celui des œufs de la série précédente. — *a* : État au jour E des ŒUFS LES PLUS AGÉS. — *Boîte de Pétri I* : œufs du jour A, sauf le dernier; tous, sauf le premier (A 1 déjà éclos) se trouvent *simultanément* au stade de l'éclosion. — *Boîte de Pétri II* : dernier œuf du jour A (A 9) et œufs du jour B, sauf le dernier; B 1 est synchrone de A 9 et en avance sur les autres œufs du jour B qui se trouvent *simultanément* au stade du retournement de la larve.

a — Rythme de fécondation

La fécondation de l'œuf se produit au débouché des spermathèques, dans le récessus antérieur du vagin.

L'œuf passe dans la partie postérieure du vagin dès qu'il est fécondé, car l'on trouve rarement un œuf dans le récessus antérieur et, lorsque le

vagin renferme plusieurs œufs, ceux-ci s'observent côte à côte ou superposés et non point l'un derrière l'autre.

L'admission de l'œuf dans le récessus antérieur et la fécondation paraissent déterminées, en général, par l'expulsion de l'œuf précédent, ainsi que le montre l'expérience ci-après.

Une mouche — par exemple *Gymnosoma clavata* ou *G. carpocoridis* — en pleine période de ponte (1), n'est mise chaque jour en présence d'un hôte approprié que durant une heure ou deux environ, pendant lesquelles elle pond de 6 à 10 œufs. On recueille ceux-ci sur la punaise dans l'ordre de leur expulsion, en notant avec précision le moment où elle a lieu.

Les œufs obtenus sont placés en chambre humide pour comparaison des durées individuelles de leur incubation après ponte. Afin d'éliminer l'influence des variations des facteurs ambiants, on place dans les cases numérotées d'une même boîte de Pétri, le dernier œuf d'une série journalière donnée et les œufs de la série du jour suivant, sauf le dernier.

Dans les diverses boîtes de Pétri successives (cf. fig. 55), l'on constate : 1° que le premier œuf d'une série journalière B se développe en même temps que le dernier œuf de la série journalière A précédente; 2° qu'à tous les stades du développement (apparition de l'armature buccale au pôle de

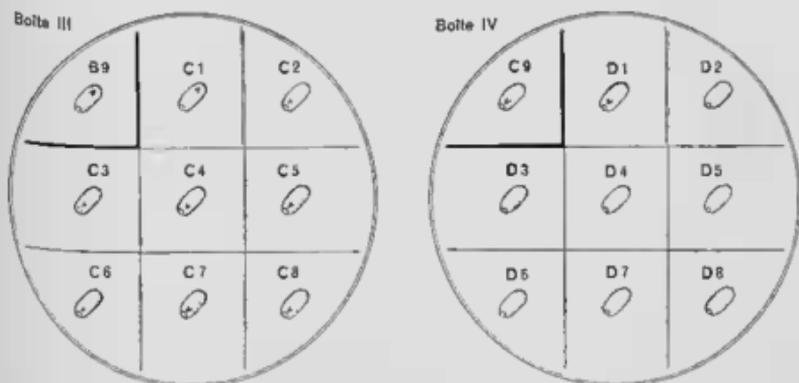


FIG. 55 (suite). — 3 : État au jour E des ŒUFS LES PLUS JEUNES. — Boîte de Pétri III : dernier œuf du jour B (B9) et œufs du jour C, sauf le dernier; C1 est synchrone de B9 et en avance sur les autres œufs du jour C qui se trouvent *simultanément* au stade d'apparition de l'armature bucco-pharyngienne de la larve I au pôle antérieur. — Boîte de Pétri IV : dernier œuf du jour C (C9) et œufs du jour D; D1 est synchrone de C9 et en avance sur les autres œufs du jour D qui se trouvent encore *simultanément* sans aucune trace de développement. — Dans tous ces diagrammes, les dimensions des œufs sont fortement exagérées; chaque stade de développement est représenté par un schéma qui lui est propre.

la crypte, retournement de la larve I, éclosion), ce premier œuf devance les autres œufs de la série B d'un temps égal à celui qui sépare les séries A et B; 3° que les œufs de chaque série, à l'exception du premier, se développent *simultanément*.

(1) Les œufs expulsés en petite quantité par une mouche sénile dans les quelques jours qui précèdent sa mort échappent pour certains aux règles établies ci-après.

Il apparaît ainsi, chez les *Phasiinae*: 1° que les œufs sont fécondés un à un (puisque un seul œuf est en avance sur ceux de sa série); 2° que le développement embryonnaire commence dès le moment de la fécondation (puisque les œufs fécondés à la suite ont un développement synchrone) et 3° que, par conséquent, chaque œuf est fécondé au moment de l'expulsion du précédent (puisque le dernier œuf d'une série et le premier de la suivante sont synchrones).

Ce rythme de fécondation est parfaitement régulier, comme toutes mes expériences sur divers *Phasiinae* me l'ont montré. Encore que les auteurs ne s'en soient pas avisés, il se retrouve chez d'autres Tachinaires ovipares (v. 4 infra).

b. Règle de l'oviparité

Étant donné l'admission d'un œuf dans le récessus antérieur lors de la ponte du précédent, le vagin des *Phasiinae* retient régulièrement l'œuf entre le moment de la fécondation et celui de la ponte. D'ordinaire, lorsque les pontes se succèdent rapidement en présence d'hôtes, ce délai de rétention est bref. Dans la nature, il atteint au maximum le temps du repos quotidien (du crépuscule au milieu de la matinée suivante) et ne permet pas un développement apparent de la larve I dans l'œuf. La rétention passe inaperçue et l'oviparité la plus stricte est de règle.

Elle est classique chez les *Phasiinae* qui pondent leurs œufs sur l'hôte (*Gymnosomatina*, *Ectophasiina*, *Trichopodina*). Chez *Helomyia lateralis*, je l'ai fait connaître en signalant la position des œufs sur les punaises (Contr. VI: 555, n. 1, VIII: 508, 514).

L'hypothèse d'une larviposition (TOWNSEND 1911 b: 164) ou d'une ovolarviposition (TCHERNOVA 1947: 73), avancée dans le cas de *Phasiinae* qui introduisent leurs œufs dans l'hôte, est démentie par les faits suivants:

1° Certaines dissections permettent de retrouver dans l'hôte des œufs non éclos (vivants ou morts) ou en cours d'incubation ou encore leurs chorions vides; j'ai observé le fait en ce qui concerne *Allophora hemiptera* (Contr. XXIII) et également *Allophorella obesa* et *Cylindromyia* (s. str.) sp.

2° BERRY (1951: 338) obtenant *in vitro* la ponte d'*Acaulona peruviana* dans des *Dysdercus* neufs a constaté par la dissection la présence de larves I après 4 jours d'incubation; j'ai moi-même (cf. Chap. VII) obtenu l'infestation d'*Aelia* par *Neocyrtus auriceps* qui pond des œufs non embryonnés.

3° Les œufs d'*Allophorina* recueillis dès la ponte n'éclosent, en chambre humide, qu'après quelques jours (expériences inédites sur *Allophora hemiptera*, *Allophorella obesa*, *Hyalomyia pusilla*, *H. barbifrons* et — contra TCHERNOVA l.c. — *Phasia subcoleopterata*!).

4° Introduisant un œuf d'*Allophora hemiptera* dans un hôte expérimental (*Carpocoris pudicus*), j'ai obtenu son éclosion normale.

Ces faits et l'absence d'utérus incubateur (v. Sect. B) dans les sous-tribus de *Phasiinae* vrais qui introduisent leurs œufs dans l'hôte (*Leucosomatina*, *Phasiina*, *Cylindromyiina*, *Acaulonina* et *Allophorina*) démontrent que l'oviparité représente le mode régulier de ponte chez ces mouches et, par conséquent, dans toute la sous-famille.

Quant à la « viviparité accidentelle » (*sensu* PANTEL 1910 : 35), elle correspond simplement à une manifestation morphologique extrême⁽¹⁾ de la rétention normale de l'œuf fécondé dans les cas où celle-ci se prolonge considérablement du fait d'une longue privation d'hôte. Elle ne résulte donc pas d'une altération des processus réguliers et l'épithète « accidentel » traduit assez mal les faits. Son emploi ne tient d'ailleurs qu'à l'impossibilité d'expliquer la ponte d'œufs en cours d'incubation si l'on admet — comme le faisait PANTEL (1910 : 41) — que la descente et la fécondation d'un œuf se produisent consécutivement à la rencontre de l'hôte même qui le recevra.

4. — MODALITÉS DE PONTE ET « GROUPES PARASITIQUES »

Les données et remarques qui précèdent permettent de reconsidérer l'appartenance des *Phasiinae* à tel ou tel « groupe parasitique ».

Négligeant les variantes de circonstances (degré d'incubation de l'œuf à la ponte) ou celles qui ne modifient en rien la physiologie de la ponte (structure de l'œuf, ponte sur ou dans l'hôte, morphologie des genitalia), il est possible de réunir ces mouches dans un groupe unique.

Il s'agit du groupe des *Tachinaires* conduisant progressivement à maturation 5-8 œufs macrotypes par ovariole, œufs admis puis fécondés un à un dans le vagin lors de l'expulsion de l'œuf précédent, et qui commencent à se développer dès que fécondés; la rétention des œufs dans le vagin d'attente limitée ne dépend absolument pas de leur degré d'incubation et prend fin dès que la rencontre d'un hôte convenable détermine leur ponte un à un.

Ces faits liés à l'éthologie de la ponte au contact de l'hôte ont pour conséquence le parasitisme, par essence, solitaire et impliquent un rôle capital des imagos ♀♀ dans la réalisation des couples hôte/parasite.

Les *Tachinaires* qui, avec les *Phasiinae*, présentent ce mode de ponte sont les « ovipare Arten » de HERTING (1960 : 15); elles s'opposent aux *Tachinaires* dont la ponte est subordonnée à un DEGRÉ DÉFINI D'INCUBATION DES GERMES et non point à la PRÉSENCE DE L'HÔTE.

L'on trouve dans ce groupe d'ovipares *s. str.* des *Exoristinae* qui, de même que les *Phasiinae*, fécondent chacun de leurs œufs lors de la ponte du précédent et présentent, par suite, des cas de « viviparité accidentelle » liés aux pontes interrompues par privation d'hôte.

Les deux cas ci-après me paraissent dépourvus d'ambiguïté.

PRELL (1915 : 82) est d'avis que *Parasetigena silvestris* (R.D.) (= *segregata* Auct.) (*Exoristini*) féconde chacun de ses œufs au moment même de leur ponte; c'est ce que rapporte HERTING (1960 : 15). En fait, PRELL fonde son opinion sur des durées d'incubation peu comparables parce qu'établées dans des conditions insuffisamment précisées et homogènes. De plus, il tient pour accidentel son cas n° 4 d'une ♀ ayant interrompu sa ponte durant deux jours

(1) Le développement apparemment plus rapide des œufs premiers de série traduit un degré moyen de rétention, mais celle-ci peut aller jusqu'à l'éclosion dans le vagin avec expulsion de la larve I collée à la face ventrale de l'œuf (observation personnelle sur *Gymnomosa rotundata*).

et dont *un seul* des 15 œufs pondus lors de la reprise de la ponte était en avance sur tous les autres. Or ce cas est le plus significatif et conforme à la règle mise en évidence expérimentalement chez les *Phasiinae*.

TOTHILL et ses collaborateurs (1930 : 187-188), se livrant, avec *Ptychomyia remota* Aldrich (*Exoristini*), à des expériences de ponte interrompue comparables aux miennes, ont toujours constaté que le premier des œufs pondus après l'interruption se développait plus rapidement que les suivants. Mais ils n'expliquent nullement le fait et, supposant encore que chaque œuf est fécondé au moment de sa ponte, considèrent l'émission d'œufs incubés comme « induced by laboratory conditions ».

On observera que, contrairement aux *Phasiinae*, les *Exoristinae* ne sont pas homogènes sous le rapport de la ponte (cf. HERTING 1960 : 15-19). Cette constatation ne doit pas surprendre, les caractères « parasitiques » (comme les caractères morphologiques, cf. Contr. XVI) pouvant présenter une signification taxinomique variable selon les lignées.

Là où cette signification dépasse le niveau générique ou tribal, et c'est le cas chez les *Phasiinae*, il importe de pouvoir la mettre en évidence en faisant abstraction des « adaptations secondaires » (PANTEL 1910 : 33) dont la prise en considération par PANTEL et TOWNSEND masque les faits essentiels.

La classification de HERTING (1960 *l.c.*), dont j'ai déjà souligné le mérite (cf. DUPUIS 1960 : 448), rompt précisément avec la tendance de ces auteurs et, recourant aux traits physiologiques les plus significatifs, permet, par suite, de souligner les cas où la taxinomie reçoit des caractères parasitiques essentiels une confirmation décisive.

Ayant constaté la valeur taxinomique de la physiologie de la ponte des *Phasiinae*, l'on peut, à bon droit, s'interroger sur sa valeur phylogénétique. En ce domaine, il me paraît abusif de considérer, à l'instar de BAER (1920 : 205), l'oviparité *s. str.* comme « die phylogenetisch älteste Form der Fortpflanzung » chez les Tachinales. Je ne pense pas, en effet, qu'il soit légitime de comparer entre elles certaines formes de parasitisme, par exemple, celle des *Echinomyiinae* typiques expulsant, plus ou moins loin de l'hôte, des larves planidium actives et celle des *Phasiinae* pondant au contact de l'hôte.

Dans le premier cas, toute la biologie parasitaire, y compris la spécificité, dépend du comportement, des adaptations et des exigences de la larve I, comme si le parasitisme avait été acquis à ce stade. Dans le second cas, la biologie parasitaire, spécificité comprise, dépend du comportement et des adaptations de la ♀ pondreuse, comme si le parasitisme avait été une acquisition d'abord imaginaire.

Il ne m'est pas possible de développer plus avant ce point de vue qui met évidemment en cause l'homogénéité phylétique des Tachinales et implique une révision des fondements de leur classification en groupes parasitiques.

5. — ALTÉRATIONS DES PROCESSUS RÉGULIERS

Les faits examinés en 4 ne représentent nullement une exception à la règle générale établie en 3, la succession normale des opérations (expulsion → admission → fécondation) se trouvant simplement, dans ces cas, interrompue par l'absence d'hôte.

Mais, dans certaines circonstances, il y a vraiment altération des trois processus normaux, par disparition d'un ou de deux d'entre eux. Ne dis-

posant pas d'assez d'observations, je n'examinerai pas toutes les combinaisons possibles et m'en tiendrai à deux cas qui apportent d'intéressants éléments d'appréciation sur la physiologie du vagin. Ces cas ne sont actuellement établis que dans des conditions expérimentales, mais il ne faut pas exclure la possibilité de pontes plus ou moins aberrantes, imposées, dans la nature, par les difficultés de loger l'œuf sur l'hôte, la sénilité de la mouche, etc.

a - Admission de l'œuf sans fécondation

Dans mes expériences de ponte spontanée sur hôte normal, le pourcentage des œufs ne se développant pas a toujours été faible :

| | |
|---------------------------------|------------------------------------|
| 1,9 % (1 œuf sur 52 testés) | chez <i>Gymnosoma carpocoridis</i> |
| 3,3 % (10 œufs sur 295 testés) | chez <i>Gymnosoma clavata</i> |
| 5,2 % (1 œuf sur 19 testés) | chez <i>Clytiophasia dalmatica</i> |
| 9,0 % (7 œufs sur 77 testés) | chez <i>Cystogaster globosa</i> |
| 15,4 % (17 œufs sur 110 testés) | chez <i>Gymnosoma dotycoridis</i> |
| 15,9 % (15 œufs sur 94 testés) | chez <i>Gymnosoma rotundata</i> |

Soit en moyenne 7,8 % d'œufs stériles chez six espèces différentes.

La proportion d'œufs non fécondés sur les hôtes dans la nature est d'environ 7 % (cf. Chap. VIII, Sect. A6). Cette similitude et le rendement régulier et élevé des pontes sur hôtes montrent que, lors de l'expulsion normale des œufs, l'admission d'un œuf dans le récessus antérieur s'accompagne presque automatiquement de sa fécondation.

Le pourcentage de stérilité des œufs obtenus sous choc à l'acétate d'éthyle est beaucoup plus élevé. Il faut exclure l'éventualité d'une action de l'acétate d'éthyle sur l'incubation même, car les œufs supportent sans dommage l'action prolongée des vapeurs de cet ester. De plus, le premier œuf pondu par les ♀♀ testées peu après leur capture se développe parfaitement, malgré l'action du toxique. C'est du moins ce que j'ai établi pour 55 ♀♀ d'*Ectophasia rostrata* sur 60 et pour 16 ♀♀ de *Gymnosoma rotundata* sur 16. On éliminera donc du calcul de la stérilité les œufs normalement fécondés dans la nature avant l'expérience, c'est-à-dire chacun des œufs pondus en premier par les ♀♀ étudiées.

J'ai ainsi obtenu, sous choc à l'acétate d'éthyle, le premier œuf de chaque ♀ étant exclu du calcul, 25,7 % (25 œufs sur 97 testés) d'œufs non fécondés chez *Ectophasia rostrata* et 40 % (20 œufs sur 50 testés) chez *Gymnosoma rotundata*.

Le rendement des pontes par choc à l'acétate d'éthyle est irrégulier et faible (certaines ♀♀ seulement pondent sous l'action du toxique et encore ne répondent-elles pas automatiquement à toute sollicitation). L'on peut donc conclure des chiffres précédents, qu'en cas d'expulsion anormale ou laborieuse d'un œuf, l'admission du suivant dans le vagin est plus facile que sa fécondation. Tout se passe comme si le vagin et les spermathèques répondaient à des seuils d'excitation neuromusculaire dont l'action du toxique révèle la différence.

b - Admission de l'œuf sans expulsion du précédent

En cas de ponte spontanée sur hôte, la rétention ne résulte que de l'interruption de la série des pontes (v. 3 *supra*); par suite de la règle de fécondation, elle ne porte que sur un œuf à la fois.

Au contraire, lors des pontes provoquées par l'acétate d'éthyle, il arrive que deux et même trois œufs se trouvent expulsés en même temps, ainsi que je l'ai observé chez les deux *Ectophasia*, plusieurs *Allophorina*, les diverses *Gymnosoma* et *Cystogaster globosa*. Ceci suppose une altération des processus d'admission ou de rétention que l'étude du développement des œufs dans 23 paires de « jumeaux » m'a permis de vérifier.

Dans 9 cas aucune conclusion ne s'imposait, les œufs étant tous deux stériles ou tous deux fertiles, mais sans que leur développement ait été suivi avec précision. Dans 14 autres cas, cependant, un seul des deux œufs était fécondé. Ceci implique que les deux œufs n'avaient pas été admis simultanément dans le récessus de fécondation, c'est-à-dire que l'un d'eux ne fut pas expulsé avant que l'autre soit admis.

Il apparaît donc qu'en cas de ponte anormale ou laborieuse l'admission d'un œuf dans le vagin est plus facile que l'expulsion de l'œuf précédent.

Tout se passe comme si le récessus antérieur et la partie exertile du vagin répondaient à des seuils d'excitation neuro-musculaire dont l'action du toxique révèle la différence.

Cette conclusion est à rapprocher de celle formulée ci-dessus quant aux processus d'admission et de fécondation. Toutes indiquent que les trois fonctions d'admission, fécondation et expulsion des œufs sont dues à des parties du vagin différentes, à la fois morphologiquement et par leurs réponses aux excitations.

E — CAPACITÉS REPRODUCTRICES DES FEMELLES

J'entends, par « capacités reproductrices », non seulement la fécondité globale des ♀♀, mais encore la façon dont elles distribuent leurs œufs dans le temps et la nature même des œufs distribués. Ces trois points méritent examen.

1. — NATURE DES ŒUFS EXPULSÉS

En règle générale, les œufs pondus sont normalement mûrs et produits par des ♀♀ fécondées. Quelques exceptions — certains ou prétendues — sont toutefois à rappeler.

a - Anomalies morphologiques

Je considère comme mûr l'œuf fécondable expulsé par les ♀♀ (v. Sect. D) et dont la morphologie est assez strictement spécifique.

Je dois toutefois signaler (en dehors d'anomalies mineures : cryptes plus ou moins transverses et non dorsales) que certains œufs fécondés et

donnant des larves I peuvent être pondus dans des états morphologiquement anormaux. Ce fut le cas, une fois, dans mes expériences, d'une série de 20 œufs de *Gymnosoma dolycoridis*, pondus avec des ailettes très petites ou nulles par une ♀ dont les 49 autres œufs, avant et après cette série, furent normaux. Ces œufs atypiques ont normalement donné des larves I en chambre humide.

b - Ponte de femelles vierges

L'on a vu ci-dessus (Sect. D) qu'un certain pourcentage d'œufs n'était pas fécondé. Il s'agissait toujours, cependant, d'œufs pondus par des ♀♀ dont les autres œufs testés se développèrent normalement, car, en quelque circonstance que ce soit (pontes sur l'hôte ou provoquées), je n'ai jamais obtenu d'œufs de ♀♀ vierges.

Il existe, dans la bibliographie, quelques observations contraires que je rapporte ici, sous réserve des critiques formulées.

PANTEL (1912 : 188 n. 1) admet que des ♀♀ vierges de *Gymnosoma rotundata* puissent pondre des œufs dont le nombre total demeure très inférieur à celui d'une ponte normale, et qui ne se développent évidemment pas.

En fait, il s'agit de l'observation, déjà rapportée sous une forme différente (1910 : 162), d'une ♀ de *G. rotundata* s'étant « décidée », à coller plusieurs œufs sur le Coléoptère *Cassida viridis*, mais qui, « malheureusement n'avait pas été fécondée ». L'observation est apparemment unique. L'on ignore si PANTEL juge que la ♀ n'a pas été fécondée, simplement parce que ses œufs ne se sont pas développés ou parce qu'il l'a obtenue d'élevage et maintenue isolée; l'on ignore également le nombre des œufs pondus et les circonstances de la ponte. De la sorte, cette observation, contraire aux données acquises sur la non-descendance des œufs vierges (cf. PANTEL 1910 : 87), demeure peu utilisable.

BEARD (1940 : 638) signale que, chez *Trichopoda pennipes*, « in cages it is not uncommon for the female flies to oviposit before mating », mais il ne précise pas si cette affirmation résulte de l'observation de ♀♀ isolées conservées vierges, ou simplement de la considération du pourcentage d'œufs stériles obtenus en captivité.

GALICHET (1956 : 40) cite une ♀ d'*Epineura helva* « éclos le jour même, non fécondée, [qui] a tenté de pondre sur un *Dysdercus* ». Il précise : « Le fait ne s'est jamais reproduit. Aucune descendance n'a été obtenue ». Je ne saisis pas le pourquoi de cette dernière précision si vraiment il s'agit d'une simple tentative de ponte.

2. — RYTHME DE PONTE

a - Absence de période définie de ponte

L'existence de quelques œufs mûrs dès l'émergence imaginale (v. Sect. D) et la précocité possible de l'accouplement (v. Sect. C) entraînent, chez certaines espèces, l'absence de période de préoviposition caractérisée.

C'est ainsi que PANTEL (1910 : 169), TAYLOR (1945 : 13 du sep.) et VIKTOROV (1960 : 103) ont pu observer, respectivement chez *Gymnosoma*

rotundata, *Epineura rubens* et *Chryseria helluo*, la ponte à partir du deuxième jour suivant l'émergence. BEARD (1940 : 634, 637) place le début de la ponte de *Trichopoda pennipes* dans les deux heures qui suivent l'imaginalisation, mais ceci me paraît un cas extrême. J'ai personnellement observé la ponte de deux ♀♀ de *Gymnosoma clavata* imaginalisées depuis 25 et 26 heures.

Dans le cas de *Phasia subcoleoprata*, je n'ai pu provoquer la ponte avant le cinquième jour et, par suite de l'absence d'œufs mûrs à l'imaginalisation, cette espèce présente peut-être une courte période de préoviposition. Bien entendu, cette période serait liée au délai de maturation des œufs et non point, comme chez les Tachinaires ovolarvipares, à la période d'incubation.

De même que la maturation des œufs (cf. Seet. D), la ponte se poursuit durant la majeure partie de la vie des ♀♀ ainsi que TAYLOR (1945 : 13 du sep.) et O'CONNOR (1950 : 67) l'ont signalé chez *Epineura rubens* et *Trichopoda pennipes*.

Ceci m'a permis d'obtenir des pontes quotidiennes sur hôtes, de la part de 9 *Gymnosoma dolycoridis* durant 7 à 33 jours, de la part de 3 *G. carpocoridis* durant 15 à 33 jours et de la part de 3 *G. clavata* durant 12 à 17 jours. En outre, j'ai provoqué, avec l'acétate d'éthyle, des pontes de *Gymnosoma rotundata* pendant 6 jours et d'*Allophora hemiptera* pendant 16 à 19 jours.

L'interruption ou le début retardé de la ponte n'inhibent nullement celle-ci. Par exemple, une ♀ de *Clytiophasia dalmatica* élevée *ab ovo* et n'ayant disposé d'un hôte qu'à partir de son 20^e jour a néanmoins pondu 23 œufs en 3 jours.

b - Ponte journalière

Vu l'irrégularité des pontes provoquées à l'acétate d'éthyle ou en présence d'un hôte anormal, l'étude du rythme quotidien de ponte exige la réalisation d'expériences avec des hôtes spécifiques. Dans de telles expériences, TAYLOR (1945 : 13 du sep.) a constaté qu'*Epineura rubens* pond en moyenne 4,6 œufs par jour.

J'ai personnellement obtenu, selon les individus des *Gymnosoma* déjà citées, une moyenne journalière de 2,2 à 6 œufs (*G. dolycoridis*), 2,1 à 5,2 œufs (*G. carpocoridis*) et 5,7 à 9,3 œufs (*G. clavata*), soit une moyenne générale de près de 5 œufs par jour et par ♀ dans le genre. J'ai toujours fourni aux mouelles des hôtes en abondance et presque en permanence; ce nombre témoigne donc, à peu de chose près, des possibilités maximales des ♀♀.

Étant donné le nombre d'ovarioles dans les deux ovaires (environ 20), l'expulsion quotidienne de 5 œufs en moyenne indique que la maturation d'un œuf de *Gymnosoma* dure environ 4 jours.

Lorsqu'une ♀ est gardée plusieurs jours sans pondre, elle peut livrer, en quelques heures, jusqu'à 15 ou 18 œufs; la faiblesse intrinsèque de ce nombre confirme bien l'inhibition de la maturation de nouveaux œufs chez les ♀♀ de *Phasiinae* qui cessent de pondre.

D'après les observations de O'CONNOR (1950 : 67) et les miennes, il semble que la ponte se ralentisse chez les ♀♀ âgées; je ne dispose cependant pas de chiffres significatifs pour étayer ce dire.

3. — FÉCONDITÉ

Étant donné le rythme continu de la maturation et de la ponte durant toute la vie imaginale et l'inhibition de l'une par l'interruption de l'autre, il est impossible de juger de la fécondité d'une espèce par la dissection d'une ♀ d'élevage ou de la nature, à quelque âge que ce soit.

L'on pourrait, avec RUBTZOV (1947 : 88, 95), TCHERNOVA (1947 : 70) ou VIKTOROV (1960 : 103), tenter d'évaluer la fécondité d'après le nombre des ovarioles et des ovocytes, mais le décompte de ces derniers dépendant de leur degré de maturité est souvent arbitraire. Par exemple, les ovarioles « biloculaires » reconnus par DUFOUR (1851 b : 304) chez *Ectophasia crassipennis* s. l. ne sont probablement pas tels et il s'agit sans doute simplement d'ovarioles renfermant, à un instant donné, deux œufs mûrs.

Le seul moyen de juger de la fécondité d'une espèce reste donc de donner en permanence à ses ♀♀, tous les moyens de pondre sur l'hôte durant la totalité de leur vie.

En ces conditions, BEARD (1940 : 637) a obtenu jusqu'à 200 œufs chez *Trichopoda pennipes*, espèce dont certaines ♀♀ ont mûri jusqu'à 229 œufs (œufs pondus et œufs mûrs dans les ovarioles à la mort de la ♀). O'CONNOR (1950 : 68) confirme que certaines ♀♀ de cette même espèce produisent plus de 150 œufs. TAYLOR (1945 : 13 du sep.) a observé chez quelques *Epineura rubens* une production maximale de 87 œufs; il évalue la fécondité de l'espèce à 50 ou 100 œufs. VIKTOROV & KOZHARINA (1961, tabl. 3) ont obtenu d'une ♀ de *Gymnosoma* (probablement *clavata*, cf. Chap. Xfl) un total de 131 œufs.

J'ai personnellement obtenu, d'une ♀ de *Gymnosoma clavata* élevée *ab ovo*, 115 œufs, l'individu considéré renfermant encore 21 œufs mûrs ou presque, 6 gros ovocytes et d'autres très petits.

Par ailleurs, des ♀♀ récoltées dans la nature m'ont donné, sur divers hôtes, des pontes maximales de 151 œufs (*Gymnosoma carpocoridis*), 112 œufs (*G. dolycoridis*) et 96 œufs (*G. clavata*). Il est, du reste, courant que des ♀♀ récoltées dans la nature pondent encore normalement une cinquantaine d'œufs.

Ces chiffres et ceux des auteurs témoignent que la fécondité des *Phasiinae*, comparée à celle des Taehinaires ovarivivipares (cf. HERTING 1960 : 17) est évidemment « médiocre » (au sens de PANTEL 1910 : 95). Elle est cependant beaucoup plus importante que celle de la plupart des Hétéroptères hôtes; elle autorise en outre la collecte d'un abondant matériel expérimental.

RÉSUMÉ

Le présent chapitre concerne l'ensemble des faits de reproduction, à l'exclusion des rapports des ♀♀ de *Phasiinae* avec l'hôte.

Quant à la sexualité, je considère la *sex-ratio* (qui est normale et suggère, en dépit de l'opinion contraire de RAKSHIPAL, un déterminisme génétique du sexe) et les rapports des caractères morphologiques avec le sexe. Le dimorphisme sexuel est fréquemment très marqué chez les *Phasiinae* et intéresse

les caractères les plus divers; j'en rappelle des exemples empruntés aux espèces paléarctiques. Il peut se compliquer de poecilandrie; un cas typique est celui des ♂♂ des deux espèces d'*Ectophasia* (cf. Chap. IV). Je formule l'hypothèse que la poecilandrie des *Phasiinae* soit un nouvel exemple d'hérédité sex-limited.

Le rappel de l'anatomie du tractus génital ♂ me conduit à constater sa parfaite homogénéité dans la sous-famille.

La discussion de l'anatomie du tractus génital ♀ montre également la parfaite homogénéité des voies évacuatrices des œufs dans la sous-famille, car les données contraires de certains auteurs sont, à bon droit, critiquables, de même que la notion d'utéro-vagin. La faculté d'extroversion du vagin, générale chez les *Phasiinae*, semble avoir échappé aux auteurs. Au sujet des glandes annexes, on notera que les ♀♀ des *Leucostomalina* présentent des glandes ramifiés, alors qu'il s'agit, chez tous les autres *Phasiinae* ♀ connus, de simples sacs indivis.

L'accouplement des *Phasiinae* n'avait pratiquement jamais été étudié; il est caractérisé par un amplexus généralement long et complexe, durant lequel s'observent de brèves Intromissions. J'ai pu préciser certaines des circonstances extérieures et conditions physiologiques (notamment indépendance de l'âge des partenaires) dans lesquelles il se produit. Le comportement de découverte du partenaire sexuel paraît assez rudimentaire; il s'ensuit certaines aberrations de la reconnaissance du partenaire spécifique avec pour conséquence éventuelle le dépôt, par les ♀♀, d'œufs sur les ♂♂.

La physiologie de la ponte a été étudiée, par la dissection et par l'expérience, grâce à la technique de l'incubation en chambre humide d'œufs d'*Ectophasiini*, datés à la minute près. Je décris ses principaux aspects successifs: maturation des œufs (y compris « tannage » à l'air), orientation et descente dans les voies génitales, admission dans le vagin, fécondation, expulsion, rétention.

La généralité de l'oviparité des *Phasiinae* est démontrée. Le rythme de fécondation est tel que chaque œuf se trouve fécondé au moment de la ponte du précédent et ceci suffit à expliquer le caractère inéluçable de la « viviparité accidentelle », chez les *Phasiinae* et autres Tachinaires ovipares, en cas de ponte différée. L'analyse du fonctionnement du vagin montre que cet organe assume, par ses diverses parties, l'admission, la fécondation et l'expulsion des œufs, ces trois fonctions répondant à des seuils d'excitation différents.

Le rythme de ponte, étudié dans plusieurs cas, indique une maturation d'œufs continue durant toute la vie imaginaire, depuis l'émergence (voire dans le puparium); la ponte régulière constitue l'excitant normal de la maturation d'œufs nouveaux. En ces conditions, la dissection ne peut renseigner sur la fécondité; celle-ci, établie par la seule méthode appropriée de la ponte sur l'hôte, paraît, dans plusieurs cas, atteindre 150 à 200 œufs.

CHAPITRE VII

LES COMPORTEMENTS DE PONTE

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| INTRODUCTION | 209 |
| A - LA PONTE SUR L'HÔTE | 210 |
| 1 - Données publiées par les auteurs | 210 |
| 2 - Méthodes personnelles d'étude | 213 |
| 3 - Comportement de la mouche | 216 |
| 4 - Adhérence et orientation des œufs | 220 |
| 5 - La ponte sur l'hôte chez les <i>Phasiinae</i> paléarctiques | 223 |
| B - LA PONTE DANS L'HÔTE | 237 |
| 1 - Remarques générales | 237 |
| 2 - Observations personnelles | 238 |
| RÉSUMÉ. | 240 |

INTRODUCTION

La ponte s'exerce, chez les *Phasiinae*, selon deux modalités correspondant, *grosso-modo* (cf. Chap. II), aux deux principaux types d'œufs : dépôt d'œufs à chorion épais sur le tégument des hôtes et introduction d'œufs à chorion mince à l'intérieur des hôtes.

Dans la nature comme au laboratoire, l'une et l'autre de ces modalités de ponte sont en principe étudiables, soit par l'observation directe, soit par l'interprétation de la position d'œufs obtenus sur l'hôte ou dans l'hôte.

Mettant à profit la facilité avec laquelle on obtient certaines pontes sur l'hôte, j'ai multiplié les observations directes au laboratoire pour confronter ensuite les résultats obtenus avec des statistiques de positions d'œufs sur hôtes pris dans la nature. Ceci me permet de réunir, dans la Sect. A, un ensemble de données relativement exhaustif et de proposer une représentation des comportements de ponte sur l'hôte plus satisfaisante que celle jusqu'alors permise par les publications sur le sujet.

Dans le cas de la *ponte à l'intérieur de l'hôte*, la situation est bien moins satisfaisante. L'obtention, *in vitro*, d'un comportement de ce type me permettra néanmoins de donner à la Sect. B un développement, certes préliminaire, mais en réel progrès sur les données rudimentaires jusqu'alors publiées.

A — LA PONTE SUR L'HÔTE

Avant d'examiner le comportement des mouches, ses conditions mécaniques, son résultat dans les principales espèces paléarctiques et sa signification générale, il me paraît utile de rappeler les données des auteurs et d'exposer mes méthodes particulières d'observation et d'expérimentation.

1. — DONNÉES PUBLIÉES PAR LES AUTEURS

a — Observations directes de la ponte

Plusieurs auteurs déclarent avoir obtenu, *in vitro*, l'infestation d'Hétéroptères par les *Phasiinae* mais n'apportent pas la moindre observation de comportement (JOURDAN 1935 a : 83; BARTLETT 1942 : 20; TAYLOR 1945 : 13 du sep.; T.A. DEMEKHINA, inédit cité par FEDOTOV 1947 : 64; KAMENKOVA 1956 : 398). D'autres précisent les conditions et les résultats quantitatifs des pontes ainsi obtenues mais ne décrivent pas davantage le comportement correspondant (O'CONNOR 1950 : 67; DIETRICK & VAN DEN BOSCH 1957).

En définitive, les observations directes du comportement de ponte sur l'hôte sont rares et c'est pourquoi, malgré leur valeur très inégale, je les rapporterai *in extenso*.

VASSILIEV (1913 : 36) donne, du comportement de ponte de « *Phasia crassipennis* F. » (*i.e.* *Ectophasia rostrata* ou *E. rubra*) vis-à-vis d'*Eurygaster integriceps*, une interprétation dont voici la traduction : « Chez la punaise au repos, le dos de l'insecte est étroitement recouvert par les ailes et le scutellum, aussi le parasite est-il obligé, pour y coller son œuf, de saisir l'instant où les ailes de la punaise sont ouvertes et les côtés de son abdomen découverts, c'est à dire le moment où, sur une plante où la *Phasia* la guette, la punaise vient se poser ou bien s'apprête à prendre son vol. La *Phasia* fond alors sur sa victime, ainsi qu'un oiseau de proie, lui appliquant fortement son œuf sur le dos ».

Ce récit imagé, précédemment cité (Contr. X : 199) d'après les mentions incomplètes des auteurs, ne correspond certainement pas à la réalité. Mes observations *in vitro* m'ont montré, en effet, qu'il n'est pas nécessaire que les ailes des hôtes soient soulevées pour que diverses espèces de *Phasiinae* puissent pondre sur les marges des tergites abdominaux. De plus, ces Diptères ne guettent pas leurs hôtes, mais les recherchent dans la végétation (cf. Chap. XII). Il semble donc — ainsi que je le suspectais dès 1948 (Contr. III : 215) et comme HERTING (1960 : 140) l'a souligné — que VASSILIEV ait simplement présumé un comportement pour rendre compte d'une position d'œufs qui l'avait frappé⁽¹⁾.

(1) Mon interprétation antérieure (Contr. V : 136, VII : 218, 232) d'une ponte sur l'hôte en mue est passible des mêmes critiques; je l'ai depuis longtemps abandonnée.

DRAKE (1920 : 72) décrit comme suit la ponte de *Trichopoda pennipes* sur *Nezara viridula* : « In depositing an egg the female tachinid, as she crawls over a bug, quickly lowers the tip of her abdomen and places an egg on the bug. The bugs seem to pay no attention to the tachinids ».

On retiendra l'observation d'un abaissement de l'extrémité de l'abdomen de la mouche lors de l'expulsion de l'œuf, manœuvre que tous les autres auteurs ont négligée.

WORTHLEY (1924 : 12-13) expose le comportement de la même mouche, mais vis-à-vis d'*Anasa tristis*, en ces termes : « The urge to lay eggs did not appear to be constant. At times the flies would walk about among the bugs, with apparent friendliness, and would even crawl over them without making a menacing movement. At other times a fly would dart at a bug and alight upon its back, and the writer would focus his attention in the expectation that an egg would be laid. The fly would turn this way and that upon the unresponsive host, as if trying to decide where to place the egg, but after a few seconds would walk off ... leaving no egg behind. When oviposition actually took place, the act was accomplished with great rapidity, the fly seeming scarcely to come to rest upon its host. That no such speed was necessary could be seen in the lack of interest displayed by the victim, which neither resisted the attack of the fly nor tried to dislodge the egg ».

Ces observations sont conformes à la plupart de celles que j'ai pu effectuer avec les *Gymnosoma*.

PLOTNIKOV (1926 : 233) décrit sommairement, des environs de Tashkent, le mode d'attaque de *Dolycoris penicillatus* par une mouche qu'il nomme *Gymnosoma rotundata*. Celle-ci n'est autre, vu son hôte, son œuf solide, ovale, de 0,7 mm de long et la position de celui-ci sur la punaise, que *G. clavata*, espèce commune en Asie Centrale. Voici cette observation, traduite de manière plus exacte que précédemment (Contr. X : 199) : « Une petite mouche, *Gymnosoma rotundatum* L., dont l'abdomen rougeâtre porte à la face supérieure, sur la ligne médiane, trois petites taches noires, arrondies, se juche pour un instant sur le dos de la punaise et, en un clin d'œil, y applique, d'ordinaire dans la dépression comprise entre le pronotum, le scutellum et l'hémélytre, un œuf solide, blanchâtre, ovale et légèrement aplati, long de 0,7 mm ».

Cette observation, apparemment effectuée dans la nature, est entièrement conforme à celles que j'ai pu faire *in vitro* sur l'espèce en question (v. *infra*).

HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) se bornent à signaler que les *Bogosiella fasciata* attaquant les *Dysdercus* « oviposit in a lelsurly manner, first settling upon the stainers » et que « the initial attack of the adult parasite upon the host when the egg is laid has no effect upon the host ».

CLANCY (1946 a : 328) apporte d'intéressants renseignements concernant la ponte *in vitro* de *Gymnosoma fuliginosa* R.D. (†) sur *Pitedia Sayi* (Stål). « Upon encountering its host, the female fly would jump quickly upon the dorsum, causing the host to drop to the floor of the cage with wings outspread. After they had rolled over together several times, the parasite would suddenly free itself and walk away, while the bug also regained its feet, flitting its wings several times before furling them. One female thus attacked 18 bugs in less than an hour. Since MORRILL (1910) has stated that eggs are usually deposited on the side of the body on the ventral prothoracic region, these individuals were minutely examined but no eggs could be found. After an extended search, however, they were located beneath the posterior portion of the scutellum. This area is exposed only when the wings are raised in flight, thus explaining

(†) Détermination de D. G. HALL, l'un des correspondants de BROOKS (1945 b) pour sa révision des *Gymnosoma* néarctiques.

the singular mode of attack just described. The eggs appear as tiny, soft, elongate-oval, whitish objects with a prominent micropyle [sic] at one end ».

La morphologie de l'œuf (oblong, à chorion mou et crypte respiratoire — non micropyle! — saillante) ainsi que sa ponte à la face inférieure de l'apex du scutellum de l'hôte indiquent une espèce proche de *G. carpocoridis*. La *G. fuliginosa* de MORRILL (1910 : 64, v. *infra*) représente très vraisemblablement une autre espèce, voisine, par son mode de ponte, de *G. rotundata* s. str.

Quoiqu'il en soit, CLANCY ne précise pas si, au moment où les deux protagonistes tombent, la mouche a déjà insinué son ovipositeur sous le scutellum de l'hôte, comme j'ai observé le cas chez *G. dolycoridis*. L'ouverture des ailes de la punaise peut donc s'interpréter aussi bien comme une conséquence du dépôt de l'œuf en une position particulière que comme un comportement provoqué rendant seul possible ce dépôt.

VIKTOROV (1960 a : 103) décrit la ponte de *Chryseria helluo* en ces termes (je traduis) : « L'acte de ponte s'observe facilement en cage. Les individus de l'hôte ne réagissent presque pas à la présence du Phasiinae et ne tressaillent que de temps à autre à son approche sans jamais témoigner de résistance au parasite. La ponte a lieu très rapidement. S'approchant de l'hôte, la mouche se juche d'ordinaire sur elle par la tête et, parcourant son dos, souvent même sans, ralentir son mouvement, elle dépose l'œuf, le plus souvent sur l'œcil. Ensuite, ou bien elle abandonne immédiatement la punaise, ou bien elle y reste posée quelques temps. *C. helluo* n'infeste pas seulement les punaises adultes, mais aussi les larves au stade V et, exceptionnellement, au stade IV ».

Quoique je n'aie pas observé la ponte de *Chr. helluo*, ces faits me semblent conformes à ce qu'on peut constater pour d'autres espèces.

b — Positions des œufs sur l'hôte

D'assez nombreux auteurs (PRELL 1915 : 71; CLAUSEN & collab. 1927 : 15; TOTHILL & collab. 1930 : 197; RIIGERT 1939 : 507; IWATA & NAGATOMI 1954 : 26-27; KLONP 1956 : 292, etc...) ont constaté que la position des œufs de certaines Tachinaires sur un hôte donné n'était nullement quelconque. Les manœuvres entraînant le dépôt des œufs en une position déterminée ayant été une fois observées, l'étude des positions des œufs sur l'hôte constitue donc un moyen d'apprécier indirectement le comportement de ponte des mouches.

Les données sommaires existant, à ce sujet, quant aux Phasiinae, sont uniquement descriptives. En dehors de celles dues aux auteurs européens (v. 5 *infra*), il s'agit des suivantes :

MORRILL (1910 : 64 et pl. III, fig. 9) note que la ♀ de « *Gymnosoma fuliginosum* Desv. », parasite de *Pitedia ligata* (Say) au Mexique et au Texas, « deposits her eggs on the adults and nymphs in the fifth instar, usually near the margin, on the anterior half of the body ».

JONES (1918 : 22) précise la position de 26 œufs de *Trichopoda pennipes* sur *Nezara viridula* : 20 œufs adhéraient à la face ventrale de l'hôte.

WORTHLEY (1924 : 10) observe que les œufs de *Trichopoda pennipes* sur *Anasa tristis* sont, dans leur grande majorité, « found on the sides of the abdomen and thorax, although they are sometimes seen fastened to the upper surface of the body and the head, and rarely to the antennae and legs ». BEARD (1940 : 637, fig. 12) étudiant ce même couple relève la position de très nombreux œufs du parasite et confirme ces données avec une grande précision.

HAROREAVES & TAYLOR (1938 : 24) indiquent que « the most usual positions for the eggs [of *Bogossella fasciata*] are the sides of the abdomen and

the legs [of the *Dysdercus*]; much less frequently they are laid on the eyes, head, thorax and ventral surface of the abdomen and very rarely on the under side of the hemelytra ».

TAYLOR (1945 : 13 du sep.) déclare simplement que les œufs d'*Epineura rubens* sur *Antestiopsis* sont « most frequently situated dorsally on the thorax, but are often deposited on the ventral surface and on the wings, and sometimes on the legs ».

GALICHET (1956 : 39) rapporte que les pontes d'*Epineura helva* sur *Dysdercus* sont « localisées principalement sur les pleurites ou les sternites abdominaux (43 % environ), sur les fémurs (27 %), les sternites thoraciques (16 %) et l'espace sous-oculaire (14 %) ».

Dans leur ensemble, ces données témoignent que la position des œufs des *Phasiinae* sur l'hôte, pour variable qu'elle soit, présente cependant une valeur modale qui peut différer significativement selon les espèces. Malheureusement, ni les auteurs cités, ni les chercheurs européens, ne se sont attachés à l'étude systématique de la question.

2. — MÉTHODES PERSONNELLES D'ÉTUDE

Je me suis toujours astreint à relever les positions des œufs de *Phasiinae* que j'ai récoltés sur hôtes et, depuis 1954, j'ai soigneusement noté leurs orientations. Ultérieurement, j'ai pu procéder à de nombreuses expériences qui me permettent une étude analytique de la ponte et une interprétation objective des positions des œufs sur l'hôte. Je tiens à préciser la terminologie, les méthodes et le matériel utilisés.

a - Relevé des positions d'œufs

Pratiquement, tout point évident ou caché du tégument d'un Hétéroptère, appendices compris, peut, qu'il soit ou non propice à la pénétration de la larve I, recevoir l'œuf de tel ou tel *Phasiinae*. Selon les mouches et selon les punaises, certaines positions sont, toutefois, plus fréquentes que d'autres, aussi doit-on noter TOUTES les positions observées lors des dissections et considérer des matériaux qui n'aient subi AUCUN TRI PRÉALABLE, selon que l'hôte présente ou non un œuf parasite visible.

La position d'un œuf sera entièrement définie par trois paramètres : celle des surfaces de l'hôte à laquelle il adhère [1]; son centrage longitudinal [2] et transversal [3] sur cette surface.

En dehors des pattes (rarement atteintes et trop mobiles pour constituer un plan défini), un Hétéroptère présente 4 surfaces auxquelles un œuf de *Phasiinae* puisse adhérer :

- deux faces supérieures ou positives (faces de signe +) :
 - l'une découverte, comprenant la face dorsale de la tête, du pronotum, du scutellum, des hémélytres et du connexivum;
 - l'autre couverte, comprenant le scutum II (sous le pronotum), le mélanotum et l'ensemble des tergites abdominaux (sous le scutellum et la couverture alaire) ainsi que la face supérieure des ailes au repos (sous les hémélytres);

- deux faces inférieures ou *negatives* (faces de signe —) :
 - l'une *découverte*, comprenant toute la face ventrale apparente de la punaise, de la base du rostre aux genitalia;
 - l'autre *couverte*, comprenant les faces inférieures du pronotum, du scutellum, des hémélytres et des ailes au repos.

On notera donc, tout d'abord, avec soin, en se servant des noms mêmes des parties tégumentaires intéressées, à laquelle de ces faces adhère l'œuf observé.

Quant au centrage de l'œuf, on utilisera, toutes les fois que possible, les repères qu'offre la morphologie de l'hôte. Il s'agira de repères antéro-postérieurs (numérotation des urites ou des segments thoraciques) et de repères latéro-médians (sur la tête : joue ou clypéus, sur le pronotum : repère du callus, sur les tergites : pores des glandes dorsales, sur les sternites : ouvertures stigmatisques). Lorsque le territoire repérable en termes morphologiques excède la taille de l'œuf, on précisera la position centrale, apicale, latérale... de celui-ci sur ce territoire.

L'adhérence du côté Droit ou Gauche de la punaise sera toujours notée, faute de quoi le relevé des orientations des œufs n'aurait aucun sens.

b - Relevé des orientations d'œufs

Les auteurs n'ont jamais noté les orientations des œufs de *Phasiinae* sur l'hôte. Je procède personnellement comme suit :

L'hôte vu de dos est « lu » comme une carte géographique, sa tête incluant le N. Un œuf de grand axe parallèle au grand axe (NS) de la punaise est dit d'orientation N ou S, selon que sa crypte se trouve du côté de la tête ou de l'arrière de l'hôte. Un œuf de grand axe perpendiculaire à celui de l'Hétéroptère est dit d'orientation W ou E, selon que sa crypte se trouve vers la Gauche ou vers la Droite de l'hôte. En pratique, il est nécessaire de reconnaître les orientations intermédiaires NW, NE, SW et SE.

La crypte respiratoire (ou le pédoncule correspondant chez *Helomyia*) est le point de repère indispensable, car elle représente le seul ornement évident de l'œuf.

L'orientation des œufs doit être notée *par rapport à l'hôte tout entier* et non point par rapport à l'une de ses parties. Ceci n'entraîne aucune difficulté pour les œufs adhérant à une face de signe + en position découverte (tête, pronotum, etc.) ou cachée (scutum II, tergites abdominaux, etc.). Dans le cas des faces de signe — (face inférieure du scutellum, face ventrale de l'hôte, etc.) que l'on retourne pour prélever les œufs, il faut faire attention à « lire » l'hôte tout entier; ainsi, un œuf de *Gymnosoma dolycoridis* collé à la face inférieure du scutellum à Droite d'un Pentatomide et présentant sa crypte à Droite, plus ou moins en arrière a, par définition, une orientation SE que l'on se gardera de lire par rapport au scutellum retourné où elle apparaîtrait SW.

c - Expériences sur le comportement de ponte

Chaque mouche est placée dans un couvercle de tube Borrel, fermé par un verre de montre, d'où possibilité d'observation aux faibles grossissements des microscopes stéréoscopiques. On introduit, dans ce récipient, l'hôte — ou les hôtes — à tester. L'éclairage peut être faible et aucun support n'est

nécessaire; cependant on garnira le fond du réceptif d'un carton ondulé à petites côtes qui permet aux protagonistes de retrouver toujours facilement une position normale et évite leur détérioration.

Selon l'opportunité, on suit *de visu* le comportement de la mouche ou bien, après un certain temps, on retire l'hôte pour contrôler les œufs reçus et vérifier si des œufs ne sont pas tombés sur les parois du réceptif.

Dans l'intervalle des expériences, la mouche est nourrie avec quelques gouttes d'une solution à 25 % de sucre de betterave du commerce imbibant un fragment de papier filtre glissé sous le verre de montre. La nuit, les mouches, dans leurs récipients, sont gardées dans une enceinte humide.

Pour l'étude descriptive du comportement de ponte vis-à-vis des hôtes normaux, on utilisera des punaises isolées - imagos et jeunes - dont on aura vérifié, par l'examen de tout le tégument (faces ouvertes comprises) qu'elles ne portent nul œuf de *Phasiinae*.

Pour l'étude des *preferenda* de ponte, on devra tester simultanément deux hôtes différents (cf. Chap. XII).

Pour l'analyse du comportement, on pourra poser des problèmes aux mouches en mettant à leur disposition des hôtes portant déjà un ou plusieurs œufs, ou encore des punaises amputées de leurs ouvertures alaires, de leur scutellum, etc.

Dans toutes ces expériences, les informations à noter sont nombreuses : identité, stade et sexe des hôtes mis à la disposition de la mouche; durée exacte des expériences; si possible, heures des attaques observées et description de celles-ci (de dos ou de ventre, de quel côté, d'avant ou d'arrière); position (pattes et ailes) et mouvements de la mouche et de son abdomen sur l'hôte. Dès qu'une attaque a été constatée, il importe de contrôler si elle a effectivement conduit au dépôt d'un œuf et, si oui, de noter la position et l'orientation de celui-ci.

Selon les cas, les œufs seront prélevés (pour étude morphologique, incubation ou transfert à un autre hôte) ou laissés en place (pour infestation de l'Hétéroptère ou étude de la ponte sur une punaise portant déjà un œuf). Une punaise ayant reçu un œuf - que l'on a prélevé ou non - peut être remise avec succès à la disposition de la mouche un très grand nombre de fois. On contrôlera au moins une fois (par l'incubation de quelques œufs) que la mouche utilisée est fécondée.

Lorsque les attaques ne peuvent pas être suivies, il importe néanmoins, si l'on veut étudier l'incubation, de noter la ponte du premier œuf d'une série (v. Chap. VI); les positions et orientations des œufs demeurent utilisables.

Quoiqu'il ne m'ait été donné d'effectuer aucun contrôle *de visu* dans la nature, j'accorde une grande confiance à ces expériences, car *primo*, pour un couple hôte/parasite donné, les positions des œufs obtenus *in vitro* correspondent de manière satisfaisante à celles des œufs prélevés sur hôtes de la nature et *secundo*, mes observations sur *Gymnosoma clavata* concordent parfaitement avec l'observation dans la nature de ПЛОТНИКОВ (*l.c.*).

d Matériaux étudiés

J'ai étudié, sur du matériel personnel, la position sur hôtes de la nature des œufs de toutes les espèces ouest-paléarctiques, sauf *Ectophasia leucoptera* et *Stylogymnomyia nitens* (cf. 5 *infra*).

Mes expériences concernent les espèces de mouches et de punaises mentionnées dans le Tabl. E. Elles m'ont permis d'observer *in vitro* des dépôts d'œufs dans toutes les positions possibles - sauf sur le scutum II - ce qui autorise l'interprétation de presque tous les cas naturels.

TABLEAU E
COMPORTEMENT DE PONTE IN VITRO
 Matériaux étudiés (1)

| MOUCHES UTILISÉES | | HÔTES UTILISÉS AVEC SUCCÈS | TOTAL D'ŒUFS OBTENUS |
|-------------------------------|--------|---|----------------------------|
| Espèces | Nombre | | |
| <i>Clytiophasia sola</i> | 1 | <i>Eurygaster austriaca</i> im. | 32 |
| <i>Gymnosoma retundata</i> | 3 | <i>Palomena prasina</i> im. <i>Palomena prasina</i> st. II <i>Palomena prasina</i> st. III | 95 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 3 | <i>Palomena prasina</i> im. <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Carpocoris pudicus</i> im. | 309 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 19 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Dolycoris baccarum</i> st. V <i>Carpocoris pudicus</i> im. <i>Holcostethus vernalis</i> im. <i>Palomena prasina</i> im. <i>Piezodorus lituratus</i> im. | 679 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 8 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Piezodorus lituratus</i> im. <i>Holcostethus vernalis</i> im. <i>Holcostethus vernalis</i> st. V <i>Carpocoris pudicus</i> im. <i>Carpocoris pudicus</i> st. V <i>Palomena prasina</i> im. | 413 |
| <i>Cyslogaster globosa</i> | 3 | <i>Neotiglossa leporina</i> im. <i>Aelia acuminata</i> im. <i>Palomena prasina</i> st. II | 78 |

(1) Malgré de nombreux essais, je n'ai pu obtenir la ponte d'*Ectophasia rostrata* et *rubra* sur aucun de leurs hôtes habituels.

3. — COMPORTEMENT DE LA MOUCHE

L'observation directe des manœuvres de ponte, variables selon l'espèce du *Phasiinae* et les circonstances, rend compte du plan de dépôt (*a*) et du centrage (*b*) de l'œuf sur l'hôte. Par contre, l'œuf se présentant dans le vagin de manière uniforme, ces manœuvres ne suffisent pas à expliquer

les caractéristiques d'adhérence et d'orientation des œufs en place. J'étudierai donc ici le comportement de la mouche et, dans la Sous-section 4, les conditions mécaniques du dépôt de l'œuf.

a - Plan de dépôt de l'œuf

La manœuvre initiale d'attaque de l'hôte dans la nature n'est connue que d'après ce qu'en rapporte PLOTNIKOV (1926 l. c). Dans mes observations *in vitro*, j'ai toujours constaté un brusque saut de la mouche sur la punaise, que les partenaires se tiennent à quelques centimètres de distance ou se trouvent fortuitement en contact.

Quoiqu'il en soit, j'ai constaté deux comportements subséquents différents.

PRIMO, dans certains cas, assez peu nombreux, la mouche - par exemple *Gymnosoma rotundata* - n'adopte aucune position définie vis à vis de l'hôte. S'il est volumineux, elle effectue un parcours libre longitudinal, transversal ou plus ou moins oblique, de la face qu'il lui présente (1). S'il est très petit, elle passe au-dessus de lui et, par un brusque abaissement de son abdomen, abandonne son œuf en un point apparemment quelconque de la punaise.

SECUNDO, dans d'autres cas, qui sont les plus fréquents, la mouche grimpe en cavalier sur la face dorsale de son hôte (qu'il soit en position ambulatoire normale ou suspendu), de l'avant, de l'arrière ou de côté. Elle s'y arrête quelques instants en position variablement excentrée, prenant appui de ses pattes à la marge ou sur le dos de la punaise. Les mouches ainsi juchées sur leur victime sont alors capables - surtout selon leur espèce - de deux types de manœuvres distincts : la non-insertion ou l'insertion des genitalia sous une couverture de l'hôte.

a) *Ponte à découvert* - Les manœuvres les plus simples ne comportent pas d'insertion des genitalia sous une couverture de l'hôte.

Lorsque le *Phasiinae* - *Clytiophasia dalmatica*, par exemple - pond à la face ventrale des punaises, son abdomen étendu vers l'extérieur débordé la marge de l'hôte; la mouche s'abaisse sur celui-ci, puis ramène son abdomen vers l'avant et, par une contraction énergique, expulse l'œuf qui adhère en position ventrale, plus ou moins latérale, sur l'Hétéroptère.

Lorsque le *Phasiinae* - par exemple *Gymnosoma clavata* - pond à la face dorsale des punaises, l'abaissement, la projection vers l'avant et la contraction de l'abdomen de la mouche s'effectuent au-dessus du dos de l'hôte.

Ces deux manœuvres, qui ne diffèrent pas essentiellement, peuvent être le fait d'une même espèce (v. 5 *infra*).

(1) De la part de *Phasiinae* appartenant à des espèces qui pondent aisément, sans manœuvre d'insertion, leurs œufs en position découverte à la face dorsale des punaises, j'ai observé également des parcours de la face ventrale d'hôtes tombés sur le dos, d'où dépôt d'œufs en position ventrale quelconque. Ce cas, exactement semblable à celui d'un parcours dorsal, n'a que peu de chance de se produire dans la nature, où la position ambulatoire normale des Hétéroptères interdit leur attaque ventrale.

β) *Ponte sous une couverture de l'hôte* - L'insertion par la mouche de ses genitalia (et nullement de son abdomen) sous une couverture de l'hôte implique des manœuvres plus complexes (1). En effet, les hémélytres, le scutellum et le pronotum des punaises étant d'ordinaire étroitement appliqués sur les parties qu'ils cachent, la ♀, en projetant son abdomen vers l'avant, doit introduire à force ses genitalia sous les couvertures en question.

Ce mouvement d'insertion sera plus ou moins laborieux (mouvements alternatifs de l'abdomen ayant pour effet d'introduire, comme un coin, la pièce pré-génitale sous la couverture considérée) ou, au contraire, remarquablement aisé, de sorte qu'on ne l'aperçoit pratiquement pas. En aucun cas, cependant, il n'est nécessaire que les couvertures correspondantes soient soulevées pour que l'œuf adhère, en position parfaitement modale, à la face inférieure du scutellum (*Gymnosoma dolycoridis*, *G. carpocoridis*) ou sur les tergites abdominaux (*Cystogaster globosa*). Au contraire, l'attaque d'un hôte à élytres et ailes plus ou moins écartées entraîne, en général, un dépôt atypique de l'œuf sur les hémélytres ou sur les ailes.

Quelle manœuvre qu'elles adoptent (ponte à la face ventrale, à la face dorsale ou sous une couverture de l'hôte), les ♀♀ de *Phasiinae* déposent, le plus souvent, un seul œuf par attaque de l'hôte. Lorsque deux ou plusieurs œufs sont pondus au cours d'une même attaque, la mouche reprend, pour chacun, la manœuvre d'abaissement et projection antérieure de l'abdomen. Le nouvel œuf est placé à côté du précédent ou en position sensiblement symétrique, après que la pondeuse ait changé de côté sur l'Hétéroptère.

Celui-ci ne réagit généralement pas et la ♀ l'abandonne immédiatement après la ponte, sauf si, ayant inséré ses genitalia sous le scutellum, elle éprouve quelque difficulté à les dégager. C'est ainsi que, parfois, *Gymnosoma dolycoridis* se dresse sur un *Dolycoris*, les pattes tendues, l'abdomen presque vertical; lorsque ses genitalia demeurent, malgré cette traction, emprisonnées sous le scutellum du Pentatomide, la mouche et la punaise finissent par tomber à la renverse, d'où divers mouvements confus entraînant leur séparation.

L'hôte réagit également lorsque l'attaque de la mouche se prolonge de manière inhabituelle (dans les cas de centrage laborieux ou irréalisable; v. *infra*).

b - Centrage de l'œuf

La rapidité de la ponte sur les hôtes normaux ne permet guère de suspecter, chez les ♀♀ de *Phasiinae*, une capacité de centrer l'œuf dans une position définie.

Cependant, si l'on considère les positions de nombreux œufs en place sur l'hôte, cette capacité semble très probable. Chaque espèce paraît centrer ses œufs sur l'hôte en une position modale particulière : *Subclytia rotundiventris* à l'avant de l'hôte (tête et thorax), *Gymnosoma clavata* sur le scu-

(1) Toutefois, si la couverture se trouve quelque peu soulevée (par exemple scutellum et hémélytre d'une *Eurygaster* à l'abdomen traînant), la manœuvre est aussi aisée que précédemment.

tellum, *G. dolycoridis* sous la base et *G. carpocoridis* sous l'apex du scutellum, *G. desertorum* et *Cystogaster globosa* à la marge des tergites abdominaux, *Trichopoda pennipes* à la marge de la face ventrale (BEARD 1940 : 637) (v. aussi 5 *infra*). En outre, les positions extramodales résultent apparemment de mouvements de l'hôte ou de positions anormales de ses appendices (v. *supra*).

Admettant qu'en raison de la rapidité de la ponte, la manœuvre de centrage de l'œuf échappe à l'observateur, il suffira pour la mettre en évidence d'empêcher la mouche d'exercer d'emblée son comportement modal. J'ai réalisé deux expériences de ce type.

Dans l'expérience I, j'offre à une *Gymnosoma clavata* un *Dolycoris* adulte où le point modal de dépôt de l'œuf (base du scutellum) est déjà occupé par d'autres œufs. La mouche, après une première manœuvre sans résultat, demeure sur la punaise, change de côté, remue son abdomen de droite et de gauche, dresse ses deux ailes l'une contre l'autre, roule sur le dos avec l'hôte renversé, etc. et l'abandonne, au terme de cette agitation assez désordonnée, sans avoir pondu ou en ayant pondu un œuf non superposé à ceux en place.

Dans l'expérience II, j'offre à une *G. carpocoridis* un imago de *Dolycoris* auquel j'ai enlevé tout l'apex du scutellum, ce qui supprime le point modal de dépôt des œufs de cette mouche. La *Gymnosoma*, juchée sur le dos de la punaise, effectue de l'arrière ou de côté des mouvements rapprochés de lancer de son abdomen vers l'avant, à la place du scutellum absent; elle peut changer de côté sans descendre de l'hôte pour répéter à gauche les vaines manœuvres de droite; comme précédemment, il est fréquent qu'elle dresse ses deux ailes l'une contre l'autre. Ces manœuvres conduisent rarement au dépôt d'un œuf; avec deux *Dolycoris* ainsi amputés et gardés chacun trois jours en présence d'une bonne pondreuse de *G. carpocoridis*, je n'ai obtenu, sur une seule des punaises, que 2 œufs à la face inférieure de la corie droite (et d'orientation SW, indiquant une ponte de la gauche, par l'intérieur de l'hémélytre) et 1 œuf sur la marge de la métapleur gauche.

Réalisée avec *G. dolycoridis*, la même expérience donne un résultat comparable. En 90 h de contact avec 3 *Dolycoris* amputés de leur scutellum, une ♀ de cette espèce (qui dans l'intervalle et après, pondit 39 œufs sur d'autres hôtes) n'a déposé que 6 œufs : 4 expulsés hors des punaises et 2 adhérent à leurs ailes et hémélytres.

Ces expériences montrent que si la ♀ de *Phastinae* ne peut pas réaliser un contact normal de ses genitalia avec un point défini de l'hôte, elle réitère plusieurs fois la même manœuvre d'ajustement de la position de son abdomen. Cette manœuvre est donc celle qui conduit au centrage de l'œuf et elle représente un maillon de la chaîne des réactions de ponte, intercalé entre l'adoption de l'hôte et le contact de l'abdomen de la mouche avec celui-ci.

J'ai précédemment admis (Contr. XXIII) que l'expérience 1, témoin d'une « plasticité certaine du comportement spécifique », suggérait « que l'état de surface de l'hôte influe sur la ponte ».

Les cas de *G. carpocoridis* et *G. dolycoridis* indiqueraient exactement le contraire : indifférentes en cela à l'état de surface des hôtes, ces espèces peuvent accumuler jusqu'à une vingtaine d'œufs superposés sous la pointe du scutellum d'une punaise; leur comportement présente par ailleurs une fixité remarquable.

Cette contradiction fait tout l'intérêt d'expériences qui démontrent que, dans la chaîne des réactions de ponte, le maillon important n'est pas le même pour toutes les espèces.

La réaction de centrage représente un stimulus capital du dépôt de l'œuf chez *G. carpocoridis* et *dolycoridis* mais beaucoup moins important chez *G. clavata*. Inversement, la réaction de contact avec l'hôte exige des conditions plus strictes chez *G. clavata* que chez *G. carpocoridis* et *dolycoridis*.

J'ai observé des différences similaires vis-à-vis d'hôtes préimaginaux; dans l'une de mes expériences, *G. rotundata* a déposé, sur une *Palomena prasina* st. III, 10 œufs nullement superposés; au contraire, *G. carpocoridis* accumule ses œufs, sans égard à leur superposition à la marge ventrale du thorax et des premiers urites des stades V d'*Holcostethus* et *Carpocoris*.

4. — ADHÉRENCE ET ORIENTATION DES ŒUFS

Par suite de l'uniformité des orientations dorso-ventrale et antéro-postérieure de l'œuf dans le vagin chez les *Ectophasiini*, l'on pourrait présumer que tous les œufs adhèrent à un plan de l'hôte et selon une orientation uniquement déterminés par les positions relatives des deux protagonistes et le côté de l'attaque.

En réalité, cette règle ne s'applique pas dans tous les cas et force est de conclure à l'existence d'impératifs mécaniques extrinsèques aux manœuvres du *Phasiinae*; l'étude des adhérence et orientation de l'œuf en révélera la nature.

a - Conditions de l'adhérence des œufs (1)

1° RETOURNEMENT DE L'ŒUF — En raison de son orientation dorso-ventrale dans le vagin au repos (cf. Chap. VI), l'œuf de *Phasiinae*, s'il ne subissait aucun retournement, se présenterait, lors de la ponte (i. e. lors de l'extrusion antéro-ventrale du vagin) comme prêt à adhérer à une surface — de l'hôte attaqué de dos.

Or, malgré la fréquence de ce mode d'attaque, l'œuf de la plupart des espèces, adhère sur l'hôte à une surface de signe +.

Par exemple, lorsqu'une *Gymnosoma clavata* attaque de dos un *Dolycoris*, son œuf collé sur le scutellum de l'hôte adhère à une surface +. De même, les œufs de *Cystogaster globosa* et d'*Ectophasia rostrata* adhèrent respectivement aux tergites abdominaux et au scutum II de l'hôte, surfaces également +.

(1) Je n'envisagerai pas le cas des œufs adhérant à la face ventrale de punaises attaquées de dos, car il est impossible de dire s'ils ont subi ou non un retournement. Il s'agit d'une surface — à laquelle l'œuf non retourné pourrait adhérer immédiatement. Mais, bien des attaques de ce type semblent très obliques (à en juger par l'orientation des œufs souvent parallèles à la marge de l'hôte) de sorte que, retourné ou non, l'œuf arrive certainement par sa tranche au contact de l'hôte.

L'adhérence des œufs ne peut résulter d'un retournement en chute libre, car, dans les deux derniers cas, il existe, au-dessus de la surface +, une surface — qui interdit un tel mouvement. Par ailleurs, vu l'orientation conforme à l'origine de l'attaque des œufs pondus en position couverte (cf. b), il faut exclure tout retournement antéro-postérieur qui se traduirait par l'orientation inverse.

L'observation directe de la ponte interdisant l'hypothèse d'une modification de la position de la mouche par rapport à l'hôte, il faut admettre que l'œuf subit une version latérale suffisante pour qu'au moins sa tranche adhésive vienne au contact du tégument de la punaise.

Je suppose que cette version de l'œuf résulte normalement des pressions différentes reçues à droite et à gauche par l'abdomen de la ♀ établissant le contact avec l'hôte. En effet, en l'absence de pression (pontes provoquées par l'acétate d'éthyle), l'œuf sort du vagin conformément à sa position dans cet organe au repos, tandis qu'il est aisé, lors d'une dissection à frais, de l'en faire sortir obliquement par une pression unilatérale.

2° NON-RETOURNEMENT DE L'ŒUF — Les cas où, conformément à sa position dans le vagin au repos, l'œuf adhère à une surface — couverte, ne peuvent être considérés comme primitifs.

Il s'agit, en effet, de cas aberrants pour l'espèce (œufs de *Cystogaster* adhérent à la face inférieure de l'aile ou du scutellum de l'hôte) ou de cas réguliers pour des mouches éthologiquement très évoluées (*Gymnosoma dolycoridis*, *G. carpocoridis*).

Les positions aberrantes peuvent s'expliquer aisément par des mouvements accidentels des hôtes. Au contraire, chez les deux *Gymnosoma* cités, le non-retournement des œufs (qui adhèrent, presque sans exception, à la face inférieure du scutellum des punaises) est une propriété régulière dont le déterminisme m'échappe, car l'espace entre le scutellum et les tergites sous-jacents permettrait aisément une version qui se produit, pour l'œuf d'autres *Phasiinae*, jusque sous les hémélytres des hôtes.

b — Conditions de l'orientation des œufs

1° ORIENTATIONS SYSTÉMATIQUEMENT DÉVIÉES — En raison de son orientation antéro-postérieure à la sortie du vagin, l'œuf de *Phasiinae*, s'il ne subissait aucune déviation, devrait avoir une orientation N, S, E ou W, selon que la punaise qui le porte a été attaquée de l'avant, de l'arrière, de droite ou de gauche, les attaques obliques déterminant des orientations intermédiaires.

En fait, les œufs adhérent en position évidente sur l'hôte présentent, en général, une orientation assez différente.

Lorsque la mouche se livre à un simple parcours de l'une des faces de la punaise ou lorsque celle-ci est très petite, la ponte intervient à un moment quelconque du passage du *Phasiinae* au-dessus d'elle et l'orientation de l'œuf ne suit aucune règle.

Dans le cas plus général d'un arrêt sur l'hôte précédant la ponte, l'orientation des œufs ne suit pas la règle présumée, mais présente une déviation systématique, en moyenne constante.

Par exemple, les œufs déposés sur le scutellum de *Dolycoris baccarum* lors des attaques latérales de *Gymnosoma clavata*, sont orientées non point E ou W, mais fluctuent, à droite comme à gauche, de SW à SE (209 œufs, dont 140 d'orientation S, sur 210 pondus *in vitro* en cette position).

De même, les attaques probablement latérales de *Trichopoda pennipes* sur *Anasa tristis* entraînent le dépôt, à la face ventrale de ce Coréide, d'œufs, non point perpendiculaires à la marge mais d'orientation en majorité S (cf. BEARD 1940, pl. 1, fig. E).

Ces déviations me paraissent possibles en raison de l'absence d'obstacles aux mouvements de l'abdomen du parasite; leur caractère systématique serait lié au caractère modal des manœuvres de centrage.

2° ORIENTATIONS CONFORMES A L'ORIGINE DE L'ATTAQUE — Contrairement aux précédents, les œufs adhérant en position couverte présentent une orientation conforme à l'origine de l'attaque.

Ce fait me semble lié à l'obstacle que mettent aux mouvements de l'abdomen de la mouche les arêtes des couvertures sous lesquelles s'insinuent la pièce pré-génitale et le vagin exsertile, car, aussi bien les attaques que les orientations des œufs sont perpendiculaires à ces arêtes.

Sous la COUVERTURE ALAIRE, dont la marge antérieure est, au repos, sensiblement longitudinale, les œufs adhérant aux premiers tergites abdominaux présentent une orientation fluctuant, dans d'assez étroites limites, autour de E à droite et W à gauche.

J'ai ainsi constaté les orientations NE, E, SE à droite et NW, W et SW à gauche, de 59 œufs de *Gymnosoma desertorum* et de 34 œufs d'*Ectophasia rubra*, sur des totaux de 63 et 37 œufs relevés sur les tergites des premiers urites d'*Aelia* et d'*Eurygaster* respectivement.

Bien mieux que la position marginale des œufs, invoquée par HERTING (1960 : 140), ces faits suffiraient à indiquer que les œufs sont pondus sur des hôtes à ailes au repos.

Les œufs adhérant à la face inférieure de la COUVERTURE SCUTELLAIRE des *Pentalomidae* sont, de même, perpendiculaires à la marge de celle-ci⁽¹⁾. Cette marge est oblique par rapport au grand axe de l'hôte et l'orientation des œufs considérés fluctue autour de SE ou de SW selon qu'ils sont insérés de droite ou de gauche. Mais, étant donné l'étréitesse du scutellum vers son extrémité postérieure, nombre d'œufs insérés de droite peuvent adhérer à gauche et inversement, de sorte que la règle ne peut être mise en évidence que pour les œufs insérés sous la base du scutellum.

C'est ainsi que, pour 95 œufs de *Gymnosoma dolycoridis*, insérés et coincés sous l'extrême base du scutellum de *Dolycoris baccarum* (et accessoirement de quelques autres hôtes) pris dans la nature, j'ai relevé à droite 30 orientations SE, 16 S et 4 SW et à gauche 28 orientations SW, 12 S et 5 SE.

(1) Le rôle de l'arête scutellaire de l'hôte lors du dépôt des œufs de *Gymnosoma dolycoridis* et *G. carpocoridis* est facile à prouver expérimentalement puisque l'on peut pratiquement interdire toute ponte par l'ablation du scutellum (v. supra). Au contraire, l'ablation des hémélytres et des ailes d'un *Dolycoris* ne modifie en rien le comportement de ces mouches à son égard : les œufs sont normalement pondus à la face inférieure du scutellum de la punaise privée d'ailes. (Il faut enlever les quatre ailes, l'ablation des antérieures seules entraînant le dépôt d'œufs dans les pills des postérieures dont la liberté perturbe le comportement des mouches).

Sous la COUVERTURE PRONOTALE enfin, dont la marge est transverse, les œufs adhérant au scutum II sont orientés perpendiculairement à cette marge, c'est-à-dire, de part et d'autre de la position S (31 œufs SE, S et SW sur 38 œufs d'*Ectophasia rostrata* adhérant au scutum II de divers hôtes pris dans la nature).

5. — LA PONTE SUR L'HÔTE CHEZ LES PHASIINAE PALÉARCTIQUES

La manœuvre qui conduit au dépôt d'un œuf en une position donnée sur l'hôte est à peu près la même, quel que soit le *Phasiinae* qui adopte, fut-ce occasionnellement, la position considérée. M'autorisant de ce fait, j'ai analysé les manœuvres des mouches (v. 3 *supra*) en ne me référant à des espèces déterminées qu'à titre d'exemples ou en cas de comportement particulier. Ceci ne suffit évidemment pas à préciser dans quelle mesure chaque espèce de *Phasiinae* fait preuve d'un comportement plus ou moins fixé dans le « choix » des positions de dépôt de l'œuf.

J'exposerai donc, ci-après, ce que sont ces comportements spécifiques (a) et la signification qu'il convient de leur attribuer (b).

Quelques remarques méthodologiques préalables sont nécessaires :

1° Les œufs récoltés sur hôtes pris dans la nature ont été déterminés par comparaison avec du matériel issu de ♀♀ (par la dissection ou grâce à des pontes obtenues au laboratoire). Mes déterminations sont donc plus exactes que les indentifications par élimination auxquelles j'ai eu recours précédemment (Contr. V et VII notamment) et doivent leur être substituées s'il y a lieu.

2° Dans plusieurs cas (*Gymnosoma clavata*, *G. dotycoridis*, *G. carporididis*, *Cystogaster globosa*) j'ai pu confronter la position des œufs sur hôtes pris dans la nature et celle des œufs obtenus sur les mêmes hôtes *in vitro*, le comportement de la mouche étant observé. Le bon accord entre les positions des œufs de ces deux catégories autorise l'interprétation du comportement d'après la position des œufs sur hôtes pris dans la nature toutes les fois que les manœuvres de ponte n'ont pu être observées directement.

3° Dans les dénombrements qui suivent, les positions des œufs sont données sans tenir compte de leur adhérence au côté droit ou gauche des punaises. J'ai constaté, en effet, que chaque côté des hôtes reçoit autant d'œufs, ce qui va de soi, les *Phasiinae* comme les Hétéroptères en cause étant des Insectes parfaitement symétriques.

4° Sauf avis contraire, les lots d'Hétéroptères sur lesquels j'ai effectué mes relevés d'œufs n'ont subi aucun tri préalable des individus portant un œuf à découvert.

a — Étude du comportement des espèces

Mise à part *Ectophasia leucoptera*, je possède des renseignements sur la ponte de toutes les espèces de *Phasiinae* de la faune française qui déposent leurs œufs sur l'hôte.

Subclytia rotundiventris. — Les manœuvres de ponte n'ont pas été observées; la position des œufs n'est connue que sur des hôtes adultes.

NIELSEN (1916 : 21, fig. 26) représente un œuf sur l'angle antérieur du pronotum d'*Elasmucha grisea*; RICHARDS (1955 : 47) signale, sur le même hôte, un œuf « on the left side of the pronotum ».

J'ai relevé la position de 25 œufs (19 sur *Elasmucha grisea*, 3 sur *Elasmophilus interstinclus*, 2 sur *Piezodorus lituratus* (cf. fig. 63), 1 sur *Cyphostethus tristrialis*). Tous adhéraient à découvert : 11 à la face ventrale de la tête et des segments thoraciques, 10 en divers points du pronotum et de la base du scutellum, 3 à la base des cories, 1 sur un fémur moyen.

Selon toute vraisemblance, *S. rotundiventris* attaque les punaises de l'avant, sans exigence particulière de centrage de l'œuf à la face dorsale ou ventrale, et sans insinuer sa pièce prégénitale — d'ailleurs fort brève — sous une couverture de l'hôte.

Chryseria helluo. — ВІКТОРОВ (1960 : 103, 106-107, tabl. 2-3; v. *supra*) a décrit le comportement de ponte de cette espèce et étudié la position de ses œufs sur des imagos et stades V d'*Eurygaster integriceps* de la nature dans la région de Krasnodar.

Sur les imagos ayant hiverné, 88,7 % des œufs adhèrent aux yeux, 7,9 % aux parties dorsales du connexivum (« paratergites de l'abdomen ») et le reste en diverses parties, également découvertes, du tégument (265 œufs examinés). Chez les jeunes imagos de nouvelle génération à téguments encore mous, la proportion des œufs sur les yeux serait plus faible (27,3 à 41,2 %) et l'on trouverait des œufs un peu partout, toujours en position découverte, notamment à la face ventrale du thorax et de l'abdomen et sur le dos du connexivum. Les proportions des diverses positions d'œufs tendraient à se rapprocher de la normale lorsque les imagos deviennent plus vieux (11, 58 et 68 œufs examinés). Chez les *Eurygaster* au stade V, 45 % des œufs seraient déposés à la face ventrale du thorax, les autres se répartissant en des positions très diverses (20 œufs examinés).

Le même auteur (ВІКТОРОВ 1962 : 73) constate qu'en Arménie, *Chr. helluo*, attaquant la même *E. integriceps*, dépose la plupart de ses œufs « sur le prosternum des ♂♂ et sur le pronotum (36,8 %) ou les paratergites abdominaux (50,4 %) des ♀♀ ».

Je n'ai personnellement relevé la position que de 16 œufs de *Chr. helluo*, tous sur des *Eurygaster (testudinaria et austriaca)* adultes qui avaient malencontreusement été triés au préalable sur la base de l'évidence d'un œuf parasite. Un seul œuf adhérait en position couverte, à la marge du tergite V d'une ♀. Les autres adhéraient en position évidente, toujours très latérale, soit antérieure et ventrale (8 sur les pleures prothoraciques de ♂♂), soit postérieure et dorsale (5 sur les derniers latérotergites de 4 ♀♀ et 1 ♂) ou postérieure et ventrale (2 à la marge des sternites d'un ♂ et d'une ♀).

L'ensemble de ces données est d'interprétation délicate.

D'après les observations de ВІКТОРОВ et les miennes, il semble que *Chr. helluo*, bien que son appareil de ponte le lui permette, n'insinue pas ses œufs en position couverte. L'exception citée s'expliquerait par une ponte sur une punaise à abdomen abaissé par rapport au scutellum, attitude courante chez les *Eurygaster*.

Les résultats différents du comportement à l'égard des imagos âgés et des stades V sont conformes à ce que j'ai constaté chez *Gymnosoma carpocoridis* (v. *infra*). J'ai de même vérifié, chez *G. dolycoridis* (v. *infra*), la possibilité de pontes extramodales sur des punaises venant de muer.

Par contre, les différences locales ou spécifiques dans la position des œufs sur les imagos d'*Eurygaster*, constituent un fait singulier. L'on ne peut pas prétendre que les œufs adhérant aux yeux d'*E. integriceps* représentent les seuls qui demeurent encore attachés à l'hôte, après l'hivernage, car déjà chez certains jeunes imagos, VIKTOROV trouve 41,2 % d'œufs en cette position. Il faut donc admettre que, dans la région de Krasnodar, *Chr. helluo* pond vraiment 90 % de ses œufs sur les yeux des imagos âgés d'*E. integriceps*, au même titre que *G. carpocoridis*, en France, pond vraiment plus de 95 % des siens sous la pointe du scutellum de ses hôtes imagos (v. *infra*). Le problème serait donc de préciser ce qui conduit la mouche à un comportement moins modal vis-à-vis de certains hôtes ou en certaines localités. Les mêmes problèmes se poseront, ci-après, à propos de plusieurs autres mouches.

Heliozeta pellucens. — Les manœuvres de ponte n'ont pas été observées; la position des œufs n'est connue que sur des hôtes adultes.

MICHALK (1933 : 128) mentionne un œuf « unter dem linken Flügelpaar auf dem Dorsum » de *Sehirus bicolor*. J'ai vu, sur ce même hôte et sur *S. sexmaculatus*, deux œufs adhérant aux tergites abdominaux V-VI.

H. pellucens est donc capable d'insinuer son œuf sous la couverture alaire des Cydnides lors d'une attaque dorso-latérale postérieure; sans doute a-t-elle un comportement voisin de celui de *Clytiomyia continua*, *Cystogaster globosa* et autres *Phasiinae* pondant sur la marge des tergites abdominaux des punaises adultes.

Clytiomyia continua. — Les manœuvres de ponte n'ont pas été observées et, quoique l'espèce puisse probablement attaquer des hôtes préimaginaux (cf. Chap. IX, Sect. B), l'on ne connaît la position de ses œufs que sur des *Eurydema* adultes.

KHLEBNIKOVA (1927 : 208) constate que les œufs de cette mouche adhèrent aux tergites abdominaux, sous les ailes des hôtes (la précision « dans les espaces intertergiteaux membraneux » relève de la présomption, longtemps répandue, d'une pénétration des parasites par les membranes intersegmentaires de l'hôte).

J'ai précédemment noté la position de 7 œufs à la périphérie de la face dorsale de l'abdomen et conclu à une ponte sur l'hôte à ailes fermées (cf. Contr. III : 215 et HERTING 1960 : 139).

J'ai actuellement relevé, sur 3 espèces d'*Eurydema* (*oleracea*, *ornata*, *ventralis*), les positions de 25 œufs : 22 à la marge des tergites abdominaux I à VII (cf. fig. 59), 1 sur la partie externe du métanotum et 2 au bord costal de l'aile; ces dernières positions représentent manifestement un échec du dépôt de l'œuf sur les tergites.

Ces relevés indiquent que, vis-à-vis de l'hôte imago, *Cl. continua* insinue constamment son œuf sous la couverture alaire de la punaise attaquée de dos, latéralement et postérieurement.

Clytiophasia dalmatica. — VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 56) notent que les œufs de cette espèce adhèrent sur l'imago de *Graphosoma italicum* en « divers points de la surface dorsale de l'abdomen couverts par le scutellum et les ailes ».

J'ai observé une fois, *in vitro*, les manœuvres de ponte sur l'imago d'*Eurygaster austriaca* et constaté que *Cl. dalmatica* pouvait placer son

œuf en position aussi bien évidente (14 œufs à la face ventrale de l'abdomen de l'hôte) que couverte (6 œufs à la marge des tergites abdominaux.)

D'autre part, sur 90 œufs portés par des imagos de *Graphosoma italicum* et *semipunctatum* pris dans la nature, 39 adhéraient en position évidente dorsale (3 sur la tête, 4 sur le pronotum, 3 sur le scutellum, 6 sur les cories, 8 sur les latérotergites) ou ventrale (11 sur les pleures thoraciques, 4 sur les sternites abdominaux) et 51 adhéraient en position couverte (44 sur le metanotum ou les tergites abdominaux, 2 sur le scutum II, 4 sur les ailes et 1 à la face inférieure du scutellum).

Enfin, j'ai relevé les positions de 40 œufs sur des imagos d'*Eurygaster hollentota* de la nature, préalablement triés en raison de l'évidence de l'œuf parasite. Ces œufs évidents adhéraient soit dorsalement (6 sur la tête, 14 sur le pronotum, 2 sur le scutellum, 2 sur les cories, 3 sur les latérotergites), soit ventralement (6 sur les pleures thoraciques, 6 sur les sternites abdominaux, 1 sur un lémur antérieur). Mais j'ai vu encore 3 œufs isolés en position couverte sur les tergites abdominaux des mêmes hôtes.

Quoique difficilement comparables, ces chiffres permettent quelques conclusions. Dans le cas de la ponte observée *in vitro*, la ♀ privée d'hôte durant 18 jours avait très certainement un seuil de réaction fort abaissé et a pondu 11 œufs en moins de 1 h 30 à la face ventrale d'une *Eurygaster* tombée sur le dos. Il semble donc qu'on doive tenir les positions d'œufs sur *Graphosoma* pour plus normales et considérer *Cl. datmatica* comme capable, dans un pourcentage élevé des cas, d'insinuer ses œufs sous la couverture alaire des punaises lors d'attaques dorso-latérales postérieures.

Ectophasia rubra. — Les manœuvres de ponte n'ont pas été observées; les données concernant « *Phasia crassipennis* » ne sont pas utilisables ici, étant donné la confusion de deux espèces sous ce nom et je ne connais la position des œufs que sur des hôtes imagos de la nature.

J'ai observé 161 œufs sur des punaises de 26 espèces différentes. 88 % d'entre eux (143) adhéraient, en position couverte, aux tergites abdominaux des hôtes, surtout marginalement (cf. fig. 57), et cette proportion ne diffère pas significativement selon l'espèce de l'Hétéroptère.

Sur les 18 œufs en position extramodale, 2 adhéraient aux hémélytres et ailes et 3 aux latérotergites, ce qui s'explique par des mouvements des couvertures alaires de l'hôte; 2 adhéraient encore en position couverte

FIG. 56-63. — Schéma des positions et orientations typiques d'œufs d'*Ectophasiini* sur divers Pentatomides imagos. — Conventions : les appendices des punaises ne sont pas représentés; les teintes noires plates indiquent des surfaces du tégument de l'hôte normalement cachées par les couvertures alaire ou pronotale; les œufs adhérent à une face - sont en pointillé. — 56 : Œuf de *Cystogaster globosa* sur *Aelia acuminata*; position modale; orientation W. — 57 : Œuf d'*Ectophasia rubra*, même hôte; position modale (observable sur la plupart des autres hôtes); orientation E. — 58 : Œuf d'*Ectophasia rostrata* sur le scutum II (mis à jour par une fenêtre découpée dans le pronotum) d'*Eurydema ornata*; position modale (observable sur la plupart des autres hôtes); orientation S. — 59 : Œuf de *Clytiomyia continua*, même hôte; position modale; orientation E. — 60 : Œuf de *Gymnosoma clavata* sur *Dolycoris baccarum*; position modale; orientation S. — 61 : Œuf de *Gymnosoma carpocoridis* à la face inférieure de l'apex du scutellum du même hôte; position modale (observable sur tous les autres hôtes imagos, dont l'hôte type *Carpocoris pudens*); orientation SE. — 62 : Œuf de *Gymnosoma dolycoridis* à la face inférieure de la base du scutellum de *Piezodorus lituratus*; position modale (observable sur tous les autres hôtes imagos, dont l'hôte type *Dolycoris baccarum*, cf. fig. 64); orientation SW. — 63 : Œuf de *Subcylpha rotundiventris*, même hôte; position modale (observable plus fréquemment sur les hôtes *Aeanthosomatidae*); orientation SE.

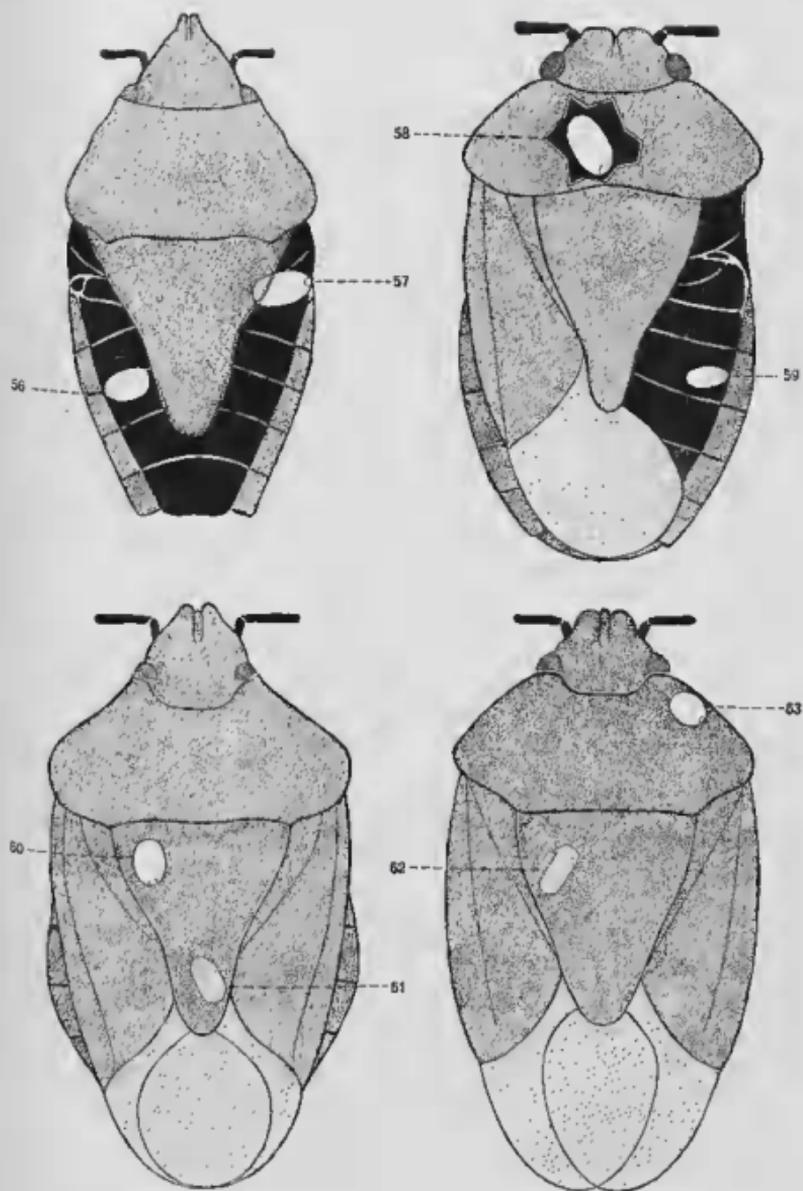


FIG. 56-63.

sous le pronotum et II à découvert sur les sternites (3) ou sur le scutellum et les cories (8).

E. rubra paraît donc attaquer les punaises latéralement et insinuer sa pièce prégénitale sous leur couverture alaire; elle se distingue nettement sous ce rapport d'*E. rostrata*.

Selon l'hôte, les œufs peuvent adhérer à des tergites plus ou moins antérieurs. C'est ainsi que sur 3 espèces d'*Eurygaster*, 44 œufs adhéraient à la marge tergale des urites I à IV seulement, alors que sur d'autres punaises (p. ex. *Dolycoris baccarum*, *Carpocoris pudicus*) les œufs adhèrent du tergite I au tergite VII.

Compte tenu de ce fait, je détermine comme étant ceux d'*E. rubra* les œufs de « *Phasia crassipennis* » figurés en place sur les tergites abdominaux antérieurs d'*Eurygaster integriceps* par VASSILIEV (1913 : 36, fig. 11), RADZIEVSKAIA (1941 : 78, fig. 21, reproduite par ALEXANDROV 1948, fig. 16) et SCHUMAKOV (1958, fig. 5).

ECTOPHASIA ROSTRATA. — Les manœuvres de ponte n'ont pas été observées; comme précédemment, les données concernant « *Phasia crassipennis* » ne sont pas utilisables et je ne connais la position des œufs que sur des hôtes imagos de la nature.

J'ai observé 181 œufs, sur des punaises de 20 espèces différentes.

Sur les *Pentatomoidea* (26 œufs sur *Dolycoris baccarum*, 17 sur *Eurygaster maura*, 11 sur *E. austriaca*, 10 sur *Aelia acuminata*, etc.) à l'exception des *Graphosoma*, 94 œufs sur 111 (84 %) adhéraient au scutum II (cf. fig. 58), se trouvant, par conséquent, couverts par le pronotum (*). Les autres œufs adhéraient en position couverte sur les tergites abdominaux ou sur le métanotum (16) ou en position évidente (1 à l'apex du scutellum).

Sur les *Coreoidea* et *Lygaeoidea* (*Coreus marginalis*, *Gonocerus acutangulatus*, *Lygaeus saxatilis*, etc.), 11 œufs sur 20 adhéraient au scutum II, 5 au scutum III, sous la pointe du scutellum, 1 au milieu des tergites 1-11, 1 à la marge de ces tergites et 2 en position découverte (sternite abdominal III, métapleur).

Sur *Graphosoma italicum*, 7 œufs seulement sur 50 (14 %) adhéraient au scutum II, les autres se trouvant sur les tergites abdominaux (27) ou en diverses positions découvertes dorsales (16).

J'interprète ces faits comme suit :

Ecl. rostrata attaque son hôte de dos et de l'arrière et, en cela bien différente d'*Ecl. rubra*, insinue sa pièce prégénitale vers l'avant, sous le pronotum. Chez les *Pentatomoidea*, à grand scutellum, la marge pronotale représente la seule arête vraiment antérieure sous laquelle puisse s'insinuer la pièce prégénitale, d'où la prépondérance des œufs adhérant au scutum II. Chez les Hétéroptères à petit scutellum (*Coreus*, *Lygaeus*), la marge scutellaire peut jouer le même rôle que la marge pronotale dont elle est très proche, sans que la mouche modifie beaucoup son centrage sur l'hôte, d'où le dépôt d'un bon nombre d'œufs sur le scutum III.

Graphosoma italicum qui ne diffère guère morphologiquement des *Pentatomoidea* à grand scutellum (*Eurygaster*) est néanmoins un hôte très

(*) Je détermine donc comme étant ceux d'*E. rostrata* les œufs de « *Phasia crassipennis* » figurés en place sur le scutum II d'*Eurydema ventralis* (BONNEMAISON 1952 : 256, fig. 106).

particulier. Les positions en général découvertes, ou couvertes mais marginales, des œufs qu'il reçoit d'*Ecl. rostrata*, impliquent en effet, ou que cette mouche n'a pas besoin de se centrer sur cet hôte comme sur les autres, ou que les réactions du Graphosome l'en empêchent. L'on doit donc envisager la possibilité d'altérations du comportement modal de ponte sous l'effet, soit d'une exaltation de la motivation des *Phasiinae* au contact de certains hôtes, soit d'une réactivité particulière de ceux-ci.

Gymnosoma clavata. — Les manœuvres de ponte sur l'hôte imago ont été observées par PLOTNIKOV (1926) dans la nature (v. 1 *supra*) et par moi-même au laboratoire (cf. Contr. XXIII et ci-dessus).

Lors de pontes *in vitro*, j'ai obtenu, sur *Dolycoris baccarum*, 285 œufs dont 210 (73 %) sur le scutellum et 75 en positions diverses, également découvertes (51 adhérent dorsalement, de la tête aux latérotergites abdominaux postérieurs, et 24 seulement à la face ventrale). La ponte en position modale sur le scutellum a encore été obtenue *in vitro* pour 8 œufs sur 9 sur *Carpocoris pudicus* et *Palomena prasina*. D'après mes observations directes (v. 3 *supra*), elle résulte dans tous les cas d'une attaque dorso-latérale des punaises avec centrage au-dessus de leur scutellum.

La position des œufs sur hôtes de la nature est généralement semblable : sur 22 œufs relevés sur des *Dolycoris (baccarum et numidicus)*, 17 (soit 77 %) adhéraient au scutellum (cf. fig. 60). Cependant, 7 œufs seulement sur 12 recueillis sur divers *Pentalomoidea* avaient la même position et, sur *Carpocoris pudicus*, 2 œufs seulement sur 18 adhéraient au scutellum.

L'on retrouve ici un fait déjà constaté à propos d'*Ectophasia rostrata* : certaines espèces d'Hétéroptères perturbent le comportement modal de ponte de la mouche. Dans le cas d'*Ecl. rostrata*, espèce très polyphage, la signification du fait n'apparaissait pas. Je possède par contre, en ce qui concerne *G. clavata*, des données expérimentales (cf. Chap. XII) qui démontrent la préférence de cette mouche pour les hôtes du genre *Dolycoris*. Il pourrait donc exister un rapport entre le caractère modal du comportement et la spécificité parasitaire.

Je n'examineral pas cette question au Chap. XII, en raison du caractère encore très sommaire de mon information, mais je dois observer ici que ce rapport pourrait dépendre du degré de réactivité des hôtes à l'attaque des mouches. En effet, aucun des œufs de *G. clavata* adhérent ailleurs que sur le scutellum, ne se trouve en position couverte, sauf quelques cas d'œufs sur tergites de *Carpocoris* pris dans la nature; or, comme me l'a fait remarquer HERTING (*in litt.*), la pièce pré-génitale abrégée de la mouche ne lui permet certainement pas d'insérer ses œufs sous les ailes de l'hôte; ces cas impliquent donc de la part des *Carpocoris* de la nature des mouvements particuliers de réaction à l'attaque de la mouche.

Je n'ai observé qu'un seul œuf de *G. clavata* sur un hôte préimaginal (sur la mésopleure d'une *Palomena prasina* au stade V).

Gymnosoma brachypeltæ. — J'ignore tout du comportement de cette espèce dont je n'ai observé que deux œufs, adhérent l'un sur la pointe du scutellum, l'autre sur le pronotum d'imagos de *Cydnus aterrimus* (= *Brachypelta aterrima*). Sa pièce pré-génitale abrégée ne permet vraisemblablement pas plus à cette mouche qu'à la précédente l'insertion de l'œuf sous une couverture de l'hôte. D'après SCHORR (1957 : 579, sub nom. *G. « Verbeckei »*) l'espèce attaquerait les stades préimaginaux du Cydnide.

Gymnosoma desertorum. - Aucun renseignement n'a été publié sur la ponte de cette espèce. Il se pourrait qu'en certains cas elle attaque des *Aelia* n'ayant pas encore atteint le stade adulte et y commence son développement, ce qui expliquerait la mention de MESNIL (1952 : 152, v. Chap. IX, Sect. B).

Pour ma part, j'ai relevé les positions de 77 œufs portés par des imagos d'*Aelia* (*cognata* et *Germari*) ; 63 adhéraient à la marge des tergites abdominaux II à V (latitude de positions fort restreinte), 10 aux ailes ou aux cories, au même niveau, (positions accidentelles, probablement dues à des mouvements de l'hôte) et 4 à la face inférieure du scutellum (et, dans les 4 cas, en même temps qu'un œuf déjà en place sur les tergites et ayant pu rendre la ponte laborieuse).

G. desertorum apparaît ainsi comme une espèce attaquant latéralement son hôte imago, dans des conditions très strictes d'insertion de l'œuf sous la couverture alaire.

Gymnosoma rotundata. - Les quelques renseignements publiés sur la position des œufs de cette mouche ne sont pas utilisables, étant donné la confusion de toutes les *Gymnosoma* sous un seul nom.

J'ai obtenu, *in vitro*, la ponte de l'espèce *rotundata* s. str. sur l'imago de *Palomena prasina*, mais après une période de privation d'hôte qui ne me permet pas de tenir les positions d'œufs observées pour entièrement normales. Sur 37 œufs, ainsi pondus en 2 jours, 34 adhéraient dans les positions évidentes les plus diverses (régions des hanches, sternites abdominaux, pronotum, hémélytres) et 3 seulement en position couverte (2 sur les tergites abdominaux, 1 sur l'aile).

Le seul œuf que j'ai trouvé sur un hôte imago de la nature (*Palomena prasina*) adhérait sur son pronotum.

En fait, il se pourrait que *G. rotundata* ponde normalement en position couverte sur les tergites abdominaux de certains de ses hôtes imagos (*Piledia*, cf. Chap. IV, Sect. A).

Quant aux hôtes préimaginaux, j'ai obtenu, *in vitro*, sur les stades II et III de *Palomena prasina*, 18 et 30 œufs, tous en position dorsale sur les points les plus divers du thorax et de l'abdomen, et j'ai relevé sur les stades III à V de la même espèce pris dans la nature, 22 œufs, tous sauf un en position dorsale.

Gymnosoma dolycoridis. - Les seuls renseignements publiés sur la ponte de cette espèce figurent dans ma Contr. XXIII.

Je n'ai observé que deux fois son œuf sur un hôte préimaginal (sur la hanche postérieure droite d'un stade V d'*Holcostethus vernalis* de la nature et à l'apex du fémur moyen gauche d'un stade V de *Dolycoris baccarum*, *in vitro*).

Tout ce qui suit concerne donc des hôtes imagos.

Les manœuvres de ponte observées *in vitro* (cf. 3 *supra*) conduisent, dans près de 100 % des cas, au dépôt des œufs sous la base du scutellum de l'hôte. C'est ainsi que, sur 452 œufs pondus sur des imagos intacts et de longue date exuviés de *Dolycoris baccarum*, 432 œufs, soit 95 %, adhéraient en cette position. Sur tous les imagos - en même condition - des autres espèces d'hôtes (*Carpocoris pudicus*, *Palomena prasina*, *Holcostethus vernalis*, *Piezodorus lituratus*), la ponte *in vitro* est tout aussi modale (96 % des œufs sous le scutellum : 202 sur 209).

Les pontes aberrantes sur *Dolycoris* et sur les autres hôtes (27 au total) résultent de la chute des œufs hors de l'hôte (7 cas) ou de leur adhérence dans les plis des ailes et aux tergites sous le scutellum (20 cas); elles relèvent manifestement d'accidents lors de manœuvres normales.

Les positions des œufs sur hôtes imagos de la nature sont entièrement conformes aux précédentes : je n'ai trouvé que 2 œufs en position extra-modale (bord du scutellum et hémélytre de *Dolycoris*) sur 266 portées par des imagos (dont 229 par des *Dolycoris*).

Qu'ils soient pondus *in vitro* ou dans la nature, les œufs de *G. dolycoridis* adhèrent le plus souvent sous la base du scutellum (cf. fig. 62, 64) et sont fréquemment insinués très en avant, entre celle-ci et le métanotum.

G. dolycoridis apparaît ainsi comme une espèce qui, sur l'hôte imago, dépose uniquement ses œufs sous la ouverture scutellaire. Il n'en est que plus intéressant d'avoir obtenu, sur une ♀ d'*Holcostethus*

vernalis à tégument mou, le jour même de son imaginalisation, la ponte de 4 œufs dont 2 en position modale et 2 à la marge des sternites II-III et V. Ceci confirme, en effet, l'une des observations de VIKTOROV (1960) sur *Chryseria helluo* (v. supra) et montre que, même chez une mouche à comportement extrêmement fixé, le très jeune âge de l'hôte imago peut modifier le résultat de ce comportement.

***Gymnosoma carpocoridis*.** — Aueun renseignement n'existait sur la ponte de cette espèce.

J'ai obtenu sa ponte, *in vitro*, sur des hôtes adultes et préimaginaux; j'ai fréquemment relevé la position de ses œufs sur des punaises adultes de la nature et, plus rarement, sur des stades jeunes.

Les manœuvres de ponte observées *in vitro* (cf. 3 supra) conduisent, dans plus de 95 % des cas (309 œufs sur 324 pondus sur des imagos intacts et de longue date exuviés de *Dolycoris baccarum*, *Carpocoris pudicus*, etc.), au dépôt des œufs sous la pointe du scutellum de l'hôte.

Les pontes aberrantes observées furent celles d'œufs tombés hors de l'hôte (5), déposés sur les ailes et hémélytres (7) ou adhérent aux méso- et métapleures (3). Les deux premiers cas relèvent manifestement d'accidents lors de manœuvres normales; le troisième, rarissime, reproduit le compor-

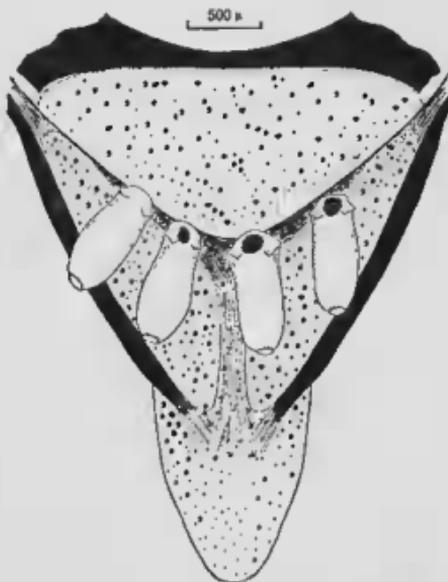


FIG. 64. — Quatre œufs de *Gymnosoma dolycoridis* typiquement insinués sous la base du scutellum (ici isolé et retourné) de *Dolycoris baccarum*.

tement de l'espèce vis-à-vis des Pentatomides préimaginaux (v. discussion en *b infra*).

Les positions des œufs sur hôtes imagos *de la nature* sont rigoureusement de même mode : sur 112 œufs portés par des imagos (dont 80 par *Carpocoris pudicus*) 5 seulement – soit 4,4 % – se trouvaient en position extra-modale (ailes et, une fois, prosternum).

Qu'ils soient pondus *in vitro* ou dans la nature, les œufs de *G. carpocoridis* sur hôtes imagos adhèrent le plus souvent à l'*apex* du scutellum en position médiane et ne sont que très rarement insinués vers l'avant (cf. fig. 61). Cette différence très nette d'avec *G. dolycoridis* ne résulte nullement d'une adaptation à la structure de l'hôte. Certes, les barres basiliaires de la face inférieure du scutellum sont extrêmement saillantes chez les *Carpocoris* et beaucoup plus discrètes chez les *Dolycoris*; ceci n'empêche pas l'insertion des œufs de *G. dolycoridis* sous l'avant du scutellum des *Carpocoris* et ne modifie en rien la position simplement apicale de ceux de *G. carpocoridis* sous le scutellum des *Dolycoris*.

D'après l'ensemble des données qui précèdent, *G. carpocoridis* semblerait pondre uniquement à couvert, sous le scutellum des punaises adultes. En fait, elle pond parfaitement sur des hôtes préimaginaux, encore dépourvus de scutellum.

Je n'ai trouvé que deux fois son œuf sur de tels hôtes dans la nature (sur le ventre de l'urite VII d'un *Holcostethus vernalis* au stade IV et à la jonction métapleur-abdomen d'un stade V de *Dolycoris baccarum*), mais je l'ai souvent obtenu *in vitro* sur des stades V de *Carpocoris pudicus* (21 œufs) et d'*H. vernalis* (33 œufs). Sur ces hôtes, les œufs adhèrent à la marge de la face ventrale, surtout au niveau des métapleures et des premiers urites; un seul œuf adhérerait dorsalement à la ptérothèque de l'élytre. Confirmant une autre observation de VIKTOROV (1960) sur *Chryseria helluo* (v. *supra*), ceci montre que le *stade* de l'hôte peut modifier radicalement le résultat d'un comportement, même extrêmement fixé.

Je dis « le résultat d'un comportement » et non point « un comportement », car il se pourrait que le centrage de *G. carpocoridis* sur une punaise adulte, avec insertion du vagin sous le scutellum, et son centrage sur un hôte de stade V, avec insertion du vagin sous le bord externe, soient équivalents. Les éléments déterminants du comportement seraient alors : 1° la distance entre le centre de sustentation de la mouche sur l'hôte et le point d'application du vagin, distance comparable dans les deux cas, 2° le contact du vagin vers le haut avec une partie de l'hôte, la situation à l'arrière du vagin et de la mouche étant sans importance. Ces deux points sont vérifiables expérimentalement : 1° sur un hôte imago dépourvu de scutellum, *G. carpocoridis* ne pond que très rarement sous la marge de l'hôte, c'est-à-dire à grande distance de son centre de sustentation normal, 2° sur un hôte imago privé d'élytres et d'ailes – donc réalisant une situation anormale à l'arrière du vagin – la ponte infrascutellaire est normale.

Ces faits invitent à considérer les hôtes adultes et préimaginaux comme des sources de stimuli complexes, apparemment différents mais qui présentent en fait des éléments communs plus essentiels que leurs éléments particuliers.

Stylogymnomyia nitens. – Je ne possède aucune donnée sur cette espèce dont les genitalia, ainsi que me l'a fait observer HERTING (*in litt.*), ne permettent probablement pas la ponte en position couverte.

D'après MICHALK, qui a observé d'assez nombreux cas (1935 : 132, 1398 a : 256, 1938 b : 54 et 1940 : 163), son œuf se trouve toujours à la face ventrale des *Sciocoris* adultes (*Sc. cursitans*, *Sc. Helferi*); selon OTTEN (1940 : 323), ceci reste vrai des œufs déposés sur ces punaises aux stades préimaginaux.

Contrairement à ce qu'a admis MICHALK, ce caractère n'est nullement suffisant pour déterminer l'espèce, d'autres *Phasiinae* pouvant, à l'occasion, déposer leurs œufs en cette position.

Cystogaster globosa. — Toutes les données acquises sur la ponte de cette espèce se rapportent à des hôtes imagos.

NIELSEN (1916 : 17, fig. 21) et MEYER (1937 : 334, fig. 6) ont observé la position de ses œufs sur la marge des tergites abdominaux d'*Aelia acuminata* (v. aussi Contr. VII : 218).

J'ai observé sa ponte *in vitro* sur les imagos d'*Aelia acuminata* et de *Neotiglossa leporina* et je dispose actuellement du relevé des positions de 228 œufs sur hôtes récoltés dans la nature.

Lors de pontes *in vitro* sur des imagos d'*A. acuminata*, *C. globosa* a déposé 31 œufs : 14 à la marge des tergites abdominaux, 16 sur les ailes ou hémélytres et 1 sur le latérotergite IV.

Parmi les œufs relevés sur le même hôte *dans la nature*, 183 sur 202 soit 90 % adhéraient aux tergites abdominaux (cf. fig. 56) et les autres aux ailes (10), aux sternites (5), aux latérotergites (2), au pronotum (1) et au métasternum (1).

La différence entre ces deux catégories de données résulte de l'expérimentation avec des *Aelia* manipulées fréquemment pour le prélèvement des œufs et gardant, à peu près en permanence, leurs ailes et élytres plus ou moins écartées, d'où dépôt d'œufs en position atypique. Cette circonstance précisée, il apparaît que *C. globosa* dépose son œuf de manière prépondérante sous la couverture alaire de son hôte *A. acuminata*.

Sur *Neotiglossa leporina*, j'ai obtenu, lors de pontes *in vitro*, 18 œufs sur 41 adhérant aux tergites et relevé, dans la nature, 14 œufs sur 26 adhérant en cette position. Les œufs déposés ailleurs adhéraient aux ailes, aux hémélytres, aux latérotergites ou à la face supérieure du scutellum. Il semblerait donc que le comportement de *C. globosa* soit beaucoup moins précis vis-à-vis de cet hôte de *petite taille* que vis-à-vis d'*A. acuminata*.

Je signale ici que TISCHLER (1938 : 352) et moi avons encore obtenu, dans des conditions particulières de privation d'hôte, le dépôt de quelques œufs de *C. globosa* dans la région des glandes dorsales de larves IV, V et II de *Palomena prasina* (cf. Chap. XI1).

Helomyia lateralis. — Les seules données relatives à la ponte de cette espèce (Contr. VI : 555, n. 1 et VIII : 513-516) ne concernent les positions que d'une quinzaine d'œufs. Je n'ai jamais rencontré l'œuf d'*H. lateralis* sur des hôtes aux stades préimaginaux. VASSILIEV (1913 : 42, 65) admet que l'espèce attaque les stades V d'*Eurygaster*, ce qui demande confirmation (cf. Chap. IX, Sect. B).

Je n'ai pas encore pu observer *de visu* les manœuvres de ponte mais je dispose, à l'heure actuelle, d'un matériel d'œufs sur hôtes imagos beaucoup plus important que précédemment.

J'ai trouvé *H. lateralis* (œufs ou larves) en relation avec les imagos de 17 espèces d'Hétéroptères, dans 214 cas que je répartis comme suit quant à la position des œufs :

- 24 œufs introuvables (? détachés de l'hôte après éclosion);
- 9 œufs de position non précisable (œufs se détachant de l'hôte au moment de la dissection ⁽¹⁾).
- 143 œufs adhérent ou libres (ceci n'est sans doute qu'accidentel) sous la couverture pronotale de l'hôte, à savoir :
 - 40 œufs reposant sur la membrane reliant le scutum II au pronotum (antérieurement) ou aux hémélytres (latéralement), ou encore, fichés par leur pôle postérieur dans cette membrane;
 - 44 œufs posés sur le scutum II;
 - 59 œufs adhérent plus ou moins solidement par le côté à la face interne du pronotum;
- 28 œufs fichés ou simplement posés dans les replis articulaires membranés entre hémélytre et aile ou entre aile et métanotum;
- 7 œufs fichés dans la membrane d'articulation thoraco-abdominale, dorsalement et à l'arrière des métapleures;
- 3 œufs en positions aberrantes (2 sur le disque alaire et 1 dans le sillon connexival entre tergite et latérotergite IV).

Manifestement, *H. lateralis* attaque son hôte de dos et de l'arrière et introduit son œuf sous une couverture plus ou moins médiane (pronotum) ou latérale (replis de la base des ailes, articulation thoraco-abdominale).

C'est, à ma connaissance, le seul des *Phasiinae* à ponte sur l'hôte qui dépose vraiment son œuf sur des parties membraneuses du tégument des punaises. Cependant, ceci n'est réalisé qu'en un pourcentage assez faible de cas (par exemple, sur 143 œufs trouvés dans la chambre sous-pronotale, 40, au grand maximum, reposaient sur la membrane articulaire).

J'en conclus, dans le même esprit que précédemment (cf. Contr. VIII *l. c.*), que le seuil d'excitation déclenchant l'expulsion de l'œuf dans cette espèce peut, vraisemblablement, se trouver abaissé au contact de certains hôtes, au point que le comportement de la mouche n'atteigne pas à sa totale complexité.

Des faits similaires ont déjà été mentionnés (cf. *Ectophasia rostrata* et *Cystogaster globosa*); dans le cas d'*Helomyia*, il m'était malheureusement interdit de comparer la position des œufs sur *Graphosoma italicum* (109 observations) et sur les autres hôtes (81 observations pour 16 espèces différentes).

b - Signification des comportements de ponte

Au terme de cette étude fort incomplète, bien qu'elle apporte nombre de faits nouveaux, il est permis de s'interroger sur la signification des comportements observés.

(¹) Le cas P 14, déjà cité (Contr. VIII : 514), d'un œuf dans les viscères de l'hôte, remonte à mes premières dissections; le laconisme de mes notes ne m'autorise pas à le tenir pour démontré et il ne fut jamais confirmé. Il s'accordait avec les dires de Ruzsov (1947 : 95-96) concluant à la présence d'œufs d'*Helomyia* dans les stigmates antérieurs des hôtes, mais ces dires, également non confirmés, semblent résulter d'une confusion entre l'œuf en question et la différenciation propre à l'ouverture des stigmates mésométhoraciques des *Pentatomioidea* !

Quoique les données des auteurs, comme les miennes, négligent beaucoup le partenaire hôte pour s'attacher à l'étude du partenaire parasite, je m'efforcerai d'envisager la question en tenant compte de ces deux aspects.

1° CARACTÉRISTIQUES DU COMPORTEMENT DE PONTE - La ponte des *Phasiinae* s'exerce évidemment dans des conditions de motivation et de stimulation fort variables. La comparaison des espèces, sous ce rapport, me paraît cependant possible, si l'on se place dans des conditions optimales (mouches en période de ponte continue régulière et en présence de leur hôte - espèce et stade - le plus habituel).

L'on constate alors que chaque espèce de *Phasiinae* pond ses œufs en des positions dont les modes sont, à la fois, extrêmement nets dans chaque espèce et différents d'une espèce à l'autre (v. les positions des œufs de *Gymnosoma clavata*, *G. dolycoridis* et *G. carpocoridis* sur imagos de *Dolycoris*, celles des œufs de *G. desertorum* sur *Aelia cognata* et *Germari*, celle des œufs de *Cystogaster globosa* sur *Ae. acuminata*, celles des œufs d'*Ectophasia rostrata* et *Ecl. rubra* sur *Eurygaster austriaca* et *maura*, etc.).

L'on peut ainsi considérer le comportement de ponte des *Phasiinae* comme spécifique et lui reconnaître une valeur taxinomique et diagnostique (détermination des œufs d'*Ectophasia rubra* et *E. rostrata* d'après les figures de leur position par les auteurs; détermination comme *clavata* de la *Gymnosoma* observée par PLOTNIKOV 1926). Ce point est d'une réelle importance pratique pour l'étude bio-taxinomique des *Phasiinae*.

Sa signification théorique n'est pas moindre, car le comportement de ponte des *Phasiinae* présente encore d'autres caractéristiques qui, jointes à sa spécificité, permettent de voir en lui un instinct.

La plus importante est la fixité, car, dans les conditions considérées de motivation et de stimulation optimales, les positions modales des œufs de chaque espèce ne sont nullement des positions moyennes. En effet, les positions extramodales observées ne correspondent pas à d'amples fluctuations de part et d'autre de la position modale, mais résultent d'altérations rares et manifestement accidentelles du comportement modal (v. *supra*, à propos des pontes extramodales de *Clytiomyia continua*, *Gymnosoma desertorum*, *G. dolycoridis*, *G. carpocoridis* et *Cystogaster globosa*).

Cette fixité du comportement se vérifie d'ailleurs expérimentalement, par l'emploi d'hôtes où le point de dépôt de l'œuf est occupé ou supprimé et sur lesquels la ponte n'a pas lieu ou s'exerce de manière laborieuse (v. 3 *supra*).

Outre sa spécificité et sa fixité, le comportement de ponte des *Phasiinae* est encore caractérisé par sa complexité - évidente - son absence de finalité et son indépendance de la morphologie des genitalia.

L'absence de finalité est telle que le dépôt d'un œuf en un point de l'hôte plutôt qu'en un autre n'assure pas obligatoirement la pénétration la plus aisée et la plus réussie de la larve I dans la punaise. L'on verra, par exemple, au Chap. VIII, la mortalité considérable à l'éclosion des larves de *Gymnosoma carpocoridis* issus d'œufs en position modale sur hôte spécifique.

L'absence de rapports nécessaires entre les comportements et la morphologie de l'appareil de ponte est très nette, en ce sens que des appareils sem-

hables réalisent des manœuvres différentes et qu'un appareil donné ne fonctionne pas toujours au maximum de ses possibilités (1).

Ainsi, les genitalia très comparables de *Cystogaster globosa*, *Ectophasia rostrata* et *Gymnosoma dolycoridis* atteignent toutes à des positions couvertes, mais fort différentes, respectivement sous les ailes, le pronotum et le scutellum de l'hôte. De même, la pièce pré-génitale recourbée vers l'avant de *Chryseria hettuo* ne sert pas à insinuer des œufs en position couverte et celle de *G. carpocoridis* pond tantôt à couvert (sur hôtes imagos), tantôt à découvert (sur hôtes jeunes).

En définitive, chez les Phasiinae étudiés et dans les conditions posées, la ponte sur l'hôte représente un comportement 1) complexe, 2) lié à un stimulus bien défini (hôte habituel), 3) non finalisé, 4) largement indépendant de la morphologie de l'appareil de ponte, 5) spécifique, 6) fixé (i. e. hautement modal).

Ces caractéristiques sont celles d'un instinct au sens de l'école objectiviste moderne, c'est-à-dire d'une chaîne de réactions se déroulant selon un « programme » (Fahrplan, LANGE 1960 : 118).

Les réactions en cause ici me paraissent, dans l'ordre, les suivantes : adoption de l'hôte, centrage sur l'hôte, contact abdomen-hôte, expulsion de l'œuf. Quelque précision qu'une analyse — encore à entreprendre — puisse apporter sur ce point, la question fondamentale restera de savoir comment un programme particulier a pu s'inscrire dans le patrimoine de chaque espèce. Il est donc intéressant de constater, dès à présent, qu'il peut se trouver en défaut, car l'examen de ses altérations offre certainement des possibilités d'analyse des comportements normaux et d'explication de leur genèse.

2° ALTÉRATIONS DU COMPORTEMENT DE PONTE — Une mouche en état de besoin de pondre peut adopter un hôte non spécifique (ponte de *Cystogaster globosa* sur *Palomena prasina*, cf. Chap. XII) ou expulser rapidement, sur son hôte normal, de nombreux œufs en position aberrante (v. supra, exemples de *Clytiophasia dalmatica* et *Gymnosoma rotundata*).

Hormis ces cas de *motivation excessive* et sans préjudice d'aberrations séniles ou individuelles, la plupart des altérations du comportement modal de ponte semblent liées à la nature de l'hôte.

Malencontreusement, les faits de cet ordre ne sont encore qu'entrevus car, dans la plupart des cas naturels et expérimentaux rapportés ici, l'hôte est, le plus souvent, un hôte spécifique au stade imago. Il est attaqué de dos, en position normale de station ou de marche, les ailes fermées; il ne réagit ni au grimper du Phasiinae, ni au dépôt de l'œuf; les rares réactions mentionnées succèdent à la mise en place de l'œuf et sont liées à un difficile abandon de l'hôte.

Ce que l'on sait du comportement à l'égard de punaises de stades, d'âges, d'espèces ou de réactivités divers ne permet, tout au plus, qu'une énumération.

(1) Bien entendu, un appareil donné ne dépassera pas ses possibilités et sans doute la brièveté de la pièce pré-génitale interdit-elle, chez *Subelytia rotundiventris*, *Gymnosoma clavata*, *G. brachypellae* et *Stylogymnomyia nitens*, le dépôt de l'œuf sous une couverture de l'hôte. Il n'en demeure pas moins que les 4 espèces considérées donnent à leurs œufs sur l'hôte des positions modalement différentes.

L'influence du STADE DE L'HÔTE est certaine. Dans les cas de *Chryseria helluo* et *Gymnosoma carpocoridis*, voire *G. rotundata*, il apparaît que les *Phasiinae* ayant le comportement le plus strict vis-à-vis des imagos d'une espèce peuvent témoigner, vis-à-vis de ses stades jeunes, d'un comportement, par ses effets du moins, tout différent. Le fait est d'autant plus notable, que ces mêmes mouches, dans l'impossibilité d'exercer leur comportement modal sur un imago, n'adopteront que très exceptionnellement le comportement dont elles témoignent vis-à-vis des hôtes jeunes (v. *supra*, expérience II avec *G. carpocoridis*). Ceci m'a conduit à avancer l'hypothèse que les hôtes aux divers stades sont des sources de stimuli complexes, apparemment différents, mais qui présentent, en fait, des éléments communs essentiels.

L'influence de l'ÉTAT DE L'HÔTE au début du stade imago est également très intéressante. VIKTONOV a constaté que les œufs de *Chryseria helluo* n'occupaient pas la même position sur les *Eurygaster integriceps* d'imaginalisation récente, que sur les imagos âgés. J'ai obtenu, expérimentalement, avec *Gymnosoma dolycoridis*, deux cas comparables. Les uns et les autres restent à expliquer.

L'influence de l'ESPÈCE DE L'HÔTE est manifeste si l'on en juge d'après les positions, variables selon l'hôte, des œufs d'*Ectophasia rostrata* (sur *Eurygaster* et *Graphosoma*), de *Gymnosoma clavata* (sur *Dolycoris* et *Carpocoris*) et de *Cystogaster globosa* (sur *Aelia* et *Neotiglossa*).

J'ai pu alléguer, pour expliquer cette influence, l'intervention de certains facteurs-hôtes actuels : TAILLE (*Cystogaster/Neotiglossa*), valeur de STIMULUS EXCEPTIONNEL (*Ectophasia/Graphosoma*), réactivité éventuelle (*G. clavata/Carpocoris*). Mais l'on pourrait aussi envisager que l'instinct de ponte et la SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE soient historiquement liés, ainsi que je l'ai suggéré à propos de *G. clavata*.

Ne pouvant, vu le caractère occasionnel et le petit nombre des données réunies, entreprendre la discussion de ces hypothèses, je tiens cependant à indiquer qu'une investigation méthodique des comportements de ponte des *Phasiinae* pourrait, à mon avis, apporter une intéressante contribution à l'éthologie générale. Les *Gymnosoma* et *Cystogaster globosa* représentent un matériel très favorable pour une telle étude.

B — LA PONTE DANS L'HÔTE

1. — REMARQUES GÉNÉRALES

L'introduction de l'œuf dans l'hôte constitue la modalité d'infestation caractéristique des *Phasiinae* qui pondent des œufs à chorion membraneux.

A défaut, le plus souvent, d'observations directes, la meilleure indication en est que l'on n'observe jamais, sur les téguments externes des Hétéroptères, imagos ou jeunes, d'œufs correspondant aux larves des *Leucostomatina*, *Phaniina*, *Cylindromyina* ou *Allophorina*.

Au demeurant, tous les caractères des œufs membraneux (minceur du chorion, absence de couche adhésive et de erypte respiratoire) et des larves qui en naissent (absence de lèvres) (cf. Chap. II et VIII) excluent, conformément à une remarque de PANTEL (1910 : 95), leur « collage » sur l'hôte. Enfin, l'hypothèse d'une larviparité dans l'hôte est insoutenable (cf. Chap. VI, Sect. D).

Il semble donc raisonnable, quant aux sous-tribus à œufs membraneux, de considérer l'introduction des œufs dans l'hôte comme la règle, bien qu'elle n'ait pas encore été partout démontrée par l'observation, l'expérience ou la dissection.

Malgré le caractère très répandu de ce mode d'infestation des Hétéroptères, aucun auteur n'a traité de la position des œufs dans l'hôte ou des cicatrices correspondant à leur introduction et l'observation directe des manœuvres de ponte se réduit à très peu de chose.

L'hôte d'*Apinops atra* Coquillett (*Phaniina*) étant inconnu, la description de son « act of oviposition » par TOWNSEND (Man. VII : 89) semble une construction intellectuelle fondée sur la seule morphologie de la mouche.

BARTLETT (1943 : 15), qui a obtenu la ponte d'*Acaulona peruviana* sur des nymphes (et adultes) de *Dysdercus*, n'a pas décrit la manœuvre correspondante. La seule observation certaine de la manœuvre au contact de l'hôte concerne cependant la ponte de cette mouche sur des *Dysdercus* (*ruficollis* et *Mendesi*) au stade III. BERRY (1951 : 338) la rapporte comme suit : « The female fly, when ready to oviposit, runs to the host and quickly assumes a position on its body. She then jabs the host with her ovipositor and deposits an egg inside the body cavity. The whole process lasts only a few seconds ».

2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

J'ai procédé, selon les deux grandes méthodes applicables, à l'expérimentation *in vitro* et à l'étude indirecte des faits d'après les positions d'œufs ou de cicatrices.

a - Observations directes de la ponte dans l'hôte

Quoique j'aie souvent mis en présence de leurs hôtes normaux divers *Phasiinae* à ponte dans l'hôte (*Cylindromyia*, *Leucostoma*, *Allophorella*), je n'ai obtenu de résultats qu'avec les deux espèces suivantes :

1° *Neocyptera auriceps*. - La ♀ de cette espèce est caractérisée par un urite VIII falciforme long et très pointu et par une plage d'aiguillons courts à l'arrière de l'urite II.

Placée dans un couvercle de tube Borrel - tout à fait comme précédemment - en présence d'inagos de ses hôtes normaux, elle les attaque assez volontiers, puisque j'ai pu observer 13 attaques d'*Aelia acuminata* et une d'*Eurydema oleracea*.

Elle se précipite, de front, sur l'*Aelia* (ou l'*Eurydema*) et, immédiatement, enserre la tête et le thorax de la punaise par l'avant ou par le côté. Les premiers urites de la mouche reposent sur le dos de sa victime; la brosse d'aiguillons de l'urite II frotte sur son pronotum; l'urite V et le diplo-urite VI-VII assurent la courbure de l'abdomen autour de l'avant de l'hôte; l'urite VIII explore la face ventrale de sa tête et de son thorax. Les pattes du *Phasiinae* sont tendues et s'accrochent à l'arrière de l'Hémiptère; par exemple, les pattes antérieures et moyennes au bout et sur les côtés de son abdomen et les pattes postérieures sur les bords latéraux de son pronotum. Au cours de l'attaque, l'Ocyptère peut modifier l'assise de ses pattes.

Sa position assurée, la ♀ procède à des manœuvres répétées d'ajustement de l'apex de son abdomen; l'extrémité de l'urite VIII est promœnée à la face inférieure de la tête et du thorax de l'hôte, et peut être déplacée de l'arrière ou de l'avant d'une des pattes à l'arrière ou à l'avant d'une autre. A un certain moment, la pointe de l'urite VIII étant insinuée entre le rostre et la lame génale ou la lame propleurale et peut-être ailleurs, la mouche contracte brusquement son abdomen et abandonne l'hôte peu après. L'ensemble de la manœuvre peut durer de 1 à 3 minutes; la punaise demeure relativement passive.

Le résultat, variable, est souvent mauvais. Dans un cas je n'ai rien observé, dans 8, j'ai recueilli l'œuf plus ou moins écrasé entre le rostre et les lames génales ou propleurales de la punaise et 4 fois seulement j'ai retrouvé ultérieurement la larve 1 du parasite, bien vivante dans les *Aelia*.

Ces observations montrent un comportement complexe et fixé, assurément comparable aux instincts de ponte sur l'hôte. Son mauvais rendement est à noter ainsi que l'absence apparente de cicatrice consécutive à l'introduction de l'œuf, ce qui suppose une perforation très fine de membranes intersegmentaires.

2° *Cylindromyia brassicaria*. — J'ai pu observer, *in vitro*, à 4 reprises, une ♀ de cette espèce se livrant à l'attaque d'un imago de son hôte naturel, *Dolycoris baccarum*: la punaise est chevauchée de côté ou de l'avant, entre tête et pronotum; l'abdomen recourbé de la mouche explore la face ventrale de la tête et du thorax de l'hôte. Je n'ai cependant obtenu aucune infestation, ce qui ne me surprend guère, *C. brassicaria* attaquant certainement plus souvent et plus facilement les larves que les imagos des *Dolycoris*.

b - Observations indirectes

1° ÉTUDE DES CICATRICES DE PERFORATION — L'étude indirecte du comportement de ponte d'après les cicatrices de l'hôte est possible, en principe, mais je n'ai pu la réaliser qu'occasionnellement. Fréquemment, en effet, les *Phasiinae* qui injectent leurs œufs s'attaquent à des stades jeunes (cf. Chap. IX, Sect. B2); ne m'en étant rendu compte que tardivement, j'ai surtout disséqué des imagos sur lesquels, du fait des mues successives, les cicatrices avaient pratiquement disparu. Par ailleurs, sur les punaises infestées au stade adulte, il est parfois délicat de distinguer d'un traumatisme banal une trace de perforation accompagnée d'un coagulat métanique dur et les cicatrices intersegmentaires ne sont pas toujours décelables.

Je dois donc me borner à quelques indications rudimentaires.

Sur 1 *Tropicoris rufipes* et 3 *Palomena prasina*, tous imagos, hôtes de larves d'*Allophora hemiptera*, j'ai relevé d'importantes lésions méianisées tégumentaires et musculaires. Ces lésions affectaient la région du stigmate méso-métathoracique (2 cas), la jonction du thorax et de l'abdomen sous la lamelle métapleurale (1 cas) et l'arrière de l'ouverture de la glande sternale (1 cas). *A. hemiptera* insinuerait donc sa pièce pré-génitale perforante dans la région antéro-ventrale des punaises adultes, en mettant à profit les scissures existant entre les diverses parties du tégument.

Dans des cas de parasitisme par des larves de *Cylindromyia brassicaria*, j'ai observé :

- 1 im. d'*Holcostellus vernalis*, récemment exuvié, présentant une cicatrice à la jonction du pro- et du mésosternum;

- 1 im. de *Dolycoris baccarum*, récemment exuvié, portant une cicatrice sur le sternite VI de son tégument propre et de son exuvie;

- 2 im. de *D. baccarum*, probablement attaqués à ce stade, présentant des traumatismes, l'un à la jonction de la banche moyenne et de sa cavité articulaire, à gauche, l'autre sur les sternites abdominaux V-VI en dedans des stigmates;

- 2 im. de *D. numidicus* avec des cicatrices peu évidentes et sans doute préimaginales, à la marge et en peau sternite de l'urite V.

C. brassicaria serait donc capable d'injecter son œuf en divers points de l'hôte à différents stades (face ventrale ou marge du thorax et de l'abdomen des larves et des imagos).

2^o ÉTUDE DES ŒUFS *in situ* — Dans les 8 cas suivants, j'ai observé des œufs en place dans l'hôte :

- 1 œuf d'*Allophora hemiptera* entre les muscles thoraciques de la patte postérieure d'un imago de *Palomena prasina*;

- 2 œufs de *Cylindromyia brassicaria* (ou affline) parmi les viscères de l'extrémité postérieure d'imagos de *Dolycoris numidicus*;

- 5 œufs d'*Allophorella obesa* entre les muscles verticaux du mésothorax d'imagos de *Beosus marilimus* sans cicatrice (attaque préimaginale); le pôle effilé (postérieur), qui sort le premier du vagin, était placé vers la face ventrale du Lygaeide, ce qui suppose une attaque dorsale.

RÉSUMÉ

Le chapitre ci-dessus, relatif au sujet à peu près « neuf » des comportements de ponte, est traité grâce à l'obtention au laboratoire de nombreuses pontes dont les résultats ont été confrontés avec les positions des œufs sur ou dans les hôtes de la nature.

Selon leur sous-tribu, les *Phasinae* pondent à la surface des punaises (*Ectophasina*, *Gymnosomalina*, *Helomylina*, *Trichopodina*) ou introduisent leurs œufs dans le corps des hôtes (*Leucostomalina*, *Cylindromyina*, *Phanina*, *Allophorina*, *Acaulontina*).

Dans le cas de la ponte sur l'hôte, les quelques données des auteurs sont rapportées *in extenso*, traduites si nécessaire, et discutées. Les méthodes mises en œuvre pour l'obtention de mes données personnelles sont précisées, notamment quant au relevé des positions et orientations des œufs sur les Hétéroptères.

L'observation directe du comportement de plusieurs espèces d'*Ectophasini* permet de faire la part des manœuvres de la mouche (ponte à la surface

ou sous une couverture de l'hôte) dans la mise en place et le centrage des œufs et celle des *conditions mécaniques* (notamment des « arêtes ») offertes par l'hôte à l'adhérence et à l'orientation de ceux-ci.

J'examine en détails le comportement de 16 espèces paléarctiques, tel que j'ai pu l'observer au laboratoire ou l'interpréter d'après les positions des œufs sur hôtes de la nature, les deux ordres de faits concordant d'ailleurs parfaitement. Chaque espèce paraît présenter un comportement de mode bien défini et souvent nettement distinct de celui de ses congénères; ceci est vrai, en particulier, chez les *Ectophasia* et *Gymnosoma* et conduit à reconnaître au comportement de ponte une valeur diagnostique élevée.

La discussion de leurs caractéristiques permet de considérer les comportements de ponte comme 1) complexes, 2) liés à un stimulus bien défini (hôte habituel), 3) non finalisés, 4) indépendants de la morphologie de l'appareil de ponte, 5) spécifiques et 6) fixés, c'est-à-dire, en première approximation, comme des instincts au sens de l'école objectiviste contemporain.

J'examine préliminairement les conditions dans lesquelles ces comportements se trouvent altérés (notamment selon le stade ou l'espèce de l'hôte). Une étude systématique des altérations constatées pourrait vraisemblablement permettre une explication de la genèse et de l'évolution des instincts correspondants.

Dans le cas de la *ponte dans l'hôte*, les données des auteurs sont pratiquement nulles. Je peux décrire, avec une certaine précision, les manœuvres de *Neocyrtus auriceps* et, plus sommairement, celles de *Cylindromyia brassicaria*.

J'apporte, en outre, diverses données sur la localisation dans l'hôte des œufs de certains *Allophorina* et *Cylindromyia*.

CHAPITRE VIII

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF ET ÉCLOSION

SOMMAIRE

| | |
|--|-----|
| INTRODUCTION | 242 |
| A - ŒUFS DÉPOSÉS SUR L'HÔTE | 243 |
| 1 - Adhérence de l'œuf à l'hôte | 243 |
| 2 - Conditions et étapes du développement | 244 |
| 3 - Éclosion et pénétration dans l'hôte | 246 |
| 4 - Durée de l'incubation | 248 |
| 5 - Les échecs de l'œuf et leur diagnostic | 251 |
| 6 - Les échecs avant l'éclosion | 253 |
| 7 - Les échecs au moment de l'éclosion | 255 |
| B - ŒUFS INTRODUIITS DANS L'HÔTE | 262 |
| 1 - Conditions et étapes du développement | 263 |
| 2 - Éclosion | 265 |
| 3 - Durée de l'incubation | 265 |
| 4 - Les échecs du développement de l'œuf | 266 |
| RÉSUMÉ | 266 |

INTRODUCTION

J'étudierai, dans le présent chapitre, la phase initiale, non parasitaire, du développement des *Phasiinae*, depuis la fécondation jusqu'à l'entrée - ou la libération - de la larve I dans l'hôte.

Les œufs des *Phasiinae*, quoique pondus dans des conditions physiologiques uniformes (cf. Chap. VI), sont de deux types morphologiques principaux bien différents (œufs à chorion épais et œufs à chorion membraneux; v. Chap. II). A ces deux types correspondent deux modalités d'infestation de l'hôte (œufs déposés sur l'hôte et œufs introduits dans l'hôte; v. Chap. VII) et, *ipso facto*, des conditions initiales de développement suffisamment différentes pour imposer l'étude séparée des deux cas.

A — ŒUFS DÉPOSÉS SUR L'HÔTE

Les œufs déposés sur l'hôte sont ceux des *Helomyiina*, *Ectophasiini* (*Ectophasiina* + *Gymnosomatina*) et *Trichopodina* (v. Chap. VII).

J'examinerai leur développement et leur éclosion, y compris la durée de l'incubation et les échecs aux différents stades. Je discuterai, notamment, deux ordres de faits de grande importance, par suite du dépôt des œufs à la surface même de l'hôte, à savoir l'adhérence des œufs et leurs échecs au moment de l'éclosion.

Les matériaux que j'ai utilisés sont des œufs en place, sur hôtes de la nature ou infestés *in vitro*, et des œufs observés en chambre humide. Je ferai, autant qu'il se peut, état des données obtenues en considérant les premiers.

1. — ADHÉRENCE DE L'ŒUF A L'HÔTE

a — Ectophasiini

L'œuf des *Ectophasiini* adhère à l'hôte au point où il a été fixé par la ♀ (cf. Chap. VII); exceptionnellement, un mouvement des appendices de l'hôte au moment de la ponte peut le déplacer.

L'adhérence résulte du « tannage » à l'air (v. Chap. VI) de l'assise choriale superficielle, assise initialement plastique qui, ventralement et latéralement, se moule étroitement sur son support dont elle prend une empreinte fidèle dans le détail (phanères, microsculptures...). Un œuf « tanné », détaché de son hôte, n'est plus susceptible d'adhérer à un nouveau substrat.

Le mécanisme d'adhérence par alvéoles en « gâteau d'abeilles » envisagé par PANTEL (1912 : 37) ne correspond pas à la réalité, l'alvéolisation du chorion ventral n'ayant qu'une existence transitoire dans l'œuf en cours de maturation (cf. Chap. VI).

MICHALK (1935 : 134) indique que l'assise adhésive peut s'étirer en fil; ce mode d'adhérence est extrêmement douteux, ainsi que je l'ai déjà souligné (Contr. III : 216). Sans doute MICHALK a-t-il tout simplement vu une larve I en cours de pénétration dans l'hôte, fait que j'ai moi-même observé à diverses reprises.

Dans la majorité des cas, l'adhérence est parfaite, car le chorion et son assise plastique ne sont pas mouillables une fois « tannés ». Elle peut durer des mois, même pour les œufs fixés à découvert sur l'hôte (VIKTOROV 1960 : 104 et nombreux cas personnels de punaises infestées avant l'hivernage), d'où la faible proportion des larves d'*Ectophasiini* auxquelles ne correspond aucun œuf sur l'hôte.

Je n'ai observé que 96 larves dans ce cas, sur un total de 837 larves parasites d'hôtes imagos de la nature, soit, environ, 11 % d'œufs détachés après l'éclosion. Encore ce taux représente-t-il un maximum en raison de l'infestation manifestement préimaginale de nombreux hôtes des 96 larves en question.

Chez les hôtes préimaginaux, l'absence des œufs correspondant aux larves s'observe une fois sur deux (13 œufs absents pour 27 larves d'*Ectophasiini* dans des hôtes aux stades IV et V). Ceci ne signifie nullement que les œufs se détachent plus facilement de ces hôtes, mais témoigne simplement du rejet des œufs vides avec les exuvies des jeunes punaises.

Il n'est pas possible d'évaluer la fréquence naturelle avec laquelle les œufs se détachent avant l'éclosion, donc sans laisser de trace sur l'hôte; rien n'indique qu'elle soit plus élevée qu'après l'éclosion.

b — *Helomyia lateralis*

Dans cette espèce, la couche adhésive du chorion est mince, mais elle semble répartie sur toute la surface de l'œuf. Cette circonstance, jointe à la position protégée de la plupart des œufs, ne suffit cependant point à assurer leur adhérence durable. Bien que, dans certains cas, l'œuf s'observe encore plusieurs mois après la ponte (œufs fixés, par le coagulat dû à l'entrée de la larve, aux membranes articulaires d'hôtes en hivernage), une adhérence assez précaire paraît de règle.

Sur 51 larves d'*Helomyia* naturellement parasites d'hôtes imagos autres que les *Graphosoma*, j'ai en effet observé 24 individus dont l'œuf ne se trouvait plus sur l'hôte, soit une proportion d'œufs détachés après l'éclosion quatre fois plus élevée (47 %) que chez les *Ectophasiini*.

2. — CONDITIONS ET ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

a — Différenciation de la larve

L'œuf « tanné » ne subit, sauf accident mécanique ou pathologique, aucune modification de forme ni de taille jusqu'à l'éclosion.

En chambre humide, il est aisé de suivre le développement de la larve I, en vue latérale dans l'œuf d'*Helomyia lateralis* et en vue frontale dans les œufs plan-convexes. On observera ceux-ci sans inconvénient par leur face ventrale plus transparente car leur développement ne dépend nullement de leur orientation par rapport à la verticale.

Les échanges respiratoires s'effectuent vraisemblablement par la crypte, seul point du chorion à laisser sortir, en préparation, l'air inclus d'un œuf mort intact. La crypte et l'ensemble du chorion sont imperméables à l'eau et aux vapeurs d'acétate d'éthyle (dont l'action prolongée une heure n'a pas d'effet sur la suite du développement).

La différenciation des stigmates postérieurs qui se produit au pôle postérieur de l'œuf (pôle opposé à la crypte; cf. fig. 53, 65), constitue, comme sans doute chez tous les Cyclorrhaphes, la première manifestation visible du développement de la larve I.

Les premiers linéaments de l'armature bucco-pharyngienne n'apparaissent qu'un peu plus tard, au pôle antérieur (pôle de la crypte; pôle du pédoncule chez *Helomyia*) sous l'aspect — en vue frontale — d'un petit A hyalin. Cette ébauche se trouve, presque d'emblée, accompagnée des lèvres latérales. Elle s'accroît progressivement vers l'arrière où apparaissent les *pars dorsalis* et *ventralis*; sa pigmentation procède également d'avant en arrière.

La larve I éclot avec une armature buccale presque totalement différenciée (*Ectophasiina*, *Gymnosomatina*) ou, au contraire, incomplètement sclérifiée dorsalement et postérieurement (*Helomyia lateralis*, Contr. VIII : 520, confirmation sur une dizaine de cas; cf. fig. 66).

Chez les *Ectophasiini* comme chez *Helomyia*, les ceintures de spinules à pointe postérieure n'apparaissent qu'après l'armature buccale, mais elles sont parfaitement visibles avant le retournement de la larve dans l'œuf (fig. 65). Les deux ceintures de spinules à pointe antérieure des deux derniers segments se différencient les dernières. Chez les *Ectophasiini*, elles sont visibles au moment du retournement de la larve; chez *Helomyia*, on ne les distingue qu'après l'éclosion (cf. Contr. VIII : 520, confirmation sur une dizaine de cas).

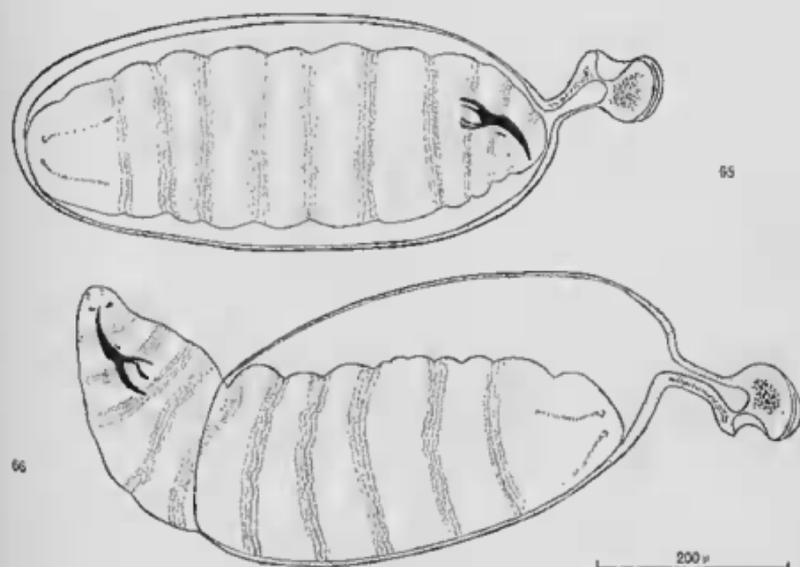


FIG. 65-66. — Développement et éclosion de la larve I d'*Helomyia lateralis*; pédoncule (pôle antérieur) à droite — Échelle commune. — 65 : Larve I avant son retournement dans l'œuf. — 66 : Larve I éclosante, après retournement, au pôle postérieur de l'œuf; les spinules à pointe antérieure des derniers segments ne sont pas encore visibles.

b - Retournement de la larve

Dans toutes les espèces qui pondent sur l'hôte — *Helomyia lateralis* compris — les larves I, avant d'entreprendre les manœuvres d'éclosion, effectuent toutes, à quelques individus près, un retournement antéro-postérieur complet par le côté de l'œuf (cf. fig. 53-54, 65-66).

Ce processus peut passer inaperçu si des délais trop élevés entre les observations, ou une certaine opacité du chorion, empêchent de suivre les phases initiales du développement. Il précède l'éclosion de quelques heures à un jour et s'en trouve beaucoup plus proche, dans le temps, que du moment de la fécondation. Aucun auteur ne l'a mentionné.

Il s'agit d'un comportement larvaire et non d'un phénomène de développement embryonnaire, car l'on observe parfois des éclosions directes sans retournement. Par exemple, sur 127 œufs d'*Helomyia* éclos ou éclosants, la larve est sortie 4 fois par le pôle antérieur, en arrière du pédoncule; dans le cas des *Ectophasiini*, l'éclosion au pôle de la crypte paraît tout aussi rare.

Le retournement de la larve I dans les œufs pondus sur l'hôte n'a pas d'équivalent chez les *Phasiinae* qui introduisent leurs œufs dans l'hôte. Son déterminisme reste à élucider; peut-être la larve tend-elle, par quelque tactisme, à placer ses stigmates postérieurs le plus près possible de la crypte respiratoire.

Quoi qu'il en soit, si l'on considère l'œuf en place sur l'hôte, l'éclosion par le pôle postérieur ne paraît pas sans avantage pour la larve éclosante.

Dans le cas d'*Helomyia lateralis*, ce pôle se trouve, en général, plus proche que le pédoncule des membranes articulaires, ce qui réduit d'autant le cheminement des larves sur l'hôte.

Chez les *Ectophasiini*, ce pôle est fréquemment mieux centré sur l'hôte que celui de la crypte; il y adhère plus étroitement du fait de l'épaisseur souvent plus élevée de la couche choriale *ad hoc* et semble, au total, plus propice à la pénétration de la larve que le pôle antérieur. Ceci est vrai pour les œufs pondus perpendiculairement à la marge de l'abdomen des punaises (*Clytiomyia continua*, *Cystogaster globosa*, *Ectophasia rubra*, *Gymnosoma desertorum*) et plus sensible encore dans les cas de *G. dolycoridis* et *G. carpocoridis*.

Chez *G. dolycoridis*, qui insinue le pôle postérieur de ses œufs sous la base du scutellum de l'hôte, une éclosion antérieure entrainerait les larves hors de l'hôte. Chez *G. carpocoridis*, l'œuf déposé à la face inférieure de l'apex du scutellum des Pentatomides adhère, dans un certain nombre de cas, par son pôle postérieur, à la barre scutellaire médiane qui offre à la larve de bonnes chances de pénétration; son pôle antérieur, au contraire, repose sous des parties du scutellum où la contiguïté des deux feuillets supérieur et inférieur crée de très mauvaises conditions de pénétration dans l'hôte.

3. — ÉCLOSION ET PÉNÉTRATION DANS L'HÔTE

L'éclosion, manœuvre longue et laborieuse, commence au pôle postérieur de l'œuf après le retournement de la larve; les faits se présentent assez différemment chez les *Ectophasiini* (fig. 54) et chez *Helomyia lateralis* (fig. 66).

a — *Ectophasiini*

Éclosion et pénétration dans l'hôte s'effectuent, chez les *Ectophasiini*, et aussi chez les *Trichopodina* (cf. BEARD 1940 : 638), en une seule et même opération, car le tégument de l'hôte est perforé, à la suite du chorion, sous l'œuf même (1).

(1) Très exceptionnellement, certains individus d'une espèce perforent le tégument de l'hôte un peu au-delà de l'œuf. Ce genre d'exception, tantôt rare, tantôt fréquente, a été signalé également chez diverses Tachinales très éloignées des *Phasiinae* (cf. PANTEL 1910 : 44, HAWBOLDT 1947 : 94).

La perforation active du chorion résulte du fait que l'œuf des *Ectophasiini* - œuf « indéhiscant » au sens de PANTEL (1910 : 44) - ne présente aucune ligne préformée de moindre résistance à la pression de la larve. La plage plus claire du chorion ventral au pôle postérieur et la plage claire additionnelle entre les ailettes de l'œuf de *Gymnosoma dolycoridis* ne sont pas plus rapidement percées que le chorion dorsal ou antéro-ventral, par lequel l'éclosion se produit parfois en chambre humide.

En règle générale, le tégument de l'hôte est perforé dans ses parties les plus sclérifiées; même lorsque l'œuf adhère tout près d'un stigmate, les larves I n'utilisent pas cet orifice; d'autre part, la pénétration par les membranes intertergales quelquefois invoquée (KLEBNIKOVA 1927 : 208; ŠUSTER 1953 : 766) n'est qu'une présomption. Dans quelques cas, néanmoins, les larves I de *Gymnosoma dolycoridis* peuvent éclore dorsalement, entre les ailettes de l'œuf, et pénétrer dans les punaises par la membrane reliant scutellum et métanotum. Très souvent cependant elles éclosent normalement à la face ventrale de l'œuf, pour perforer ensuite la barre basilaire du scutellum de l'hôte.

Il est aisé de suivre les opérations d'éclosion en chambre humide sur des œufs adhérents à un tégument transparent, par exemple une membrane hémélytrale d'*Aelia*. L'on constate que l'éclosion et l'érosion du tégument de l'hôte résultent d'une manœuvre continue de l'armature buccale de la larve et, surtout, de l'action des deux lèvres sclérifiées situées de part et d'autre de l'apex de la *pars labialis*.

Organes provisoires de peu de signification phylétique (cf. Chap. II), ces lèvres s'observent, dès le moment de l'éclosion, chez toutes les larves I issues d'œufs pondus sur l'hôte. Elles ont une grande importance fonctionnelle que VIKTOROV (1960 : 100) est le seul à avoir soupçonnée, leur attribuant un rôle de « soutien » de l'armature bucco-pharyngienne lors de la perforation du tégument de l'hôte. Elles remplissent, en fait, comme me l'ont montré des observations directes en chambre humide, un rôle beaucoup plus actif d'usure progressive du chorion de l'œuf et du tégument de l'hôte.

L'axe longitudinal de l'armature bucco-pharyngienne étant, comme l'a vu VIKTOROV (l. c. : 104), maintenu perpendiculairement à la surface atteinte, la tête de la larve I effectue, durant plusieurs heures et parfois tout un jour, des mouvements de va-et-vient antépostérieurs assez lents. Les deux lèvres dans leur plus grande dimension et l'extrême pointe de la *pars labialis* se trouvent alors sur une même ligne transverse. Mises en mouvement à la manière d'un grattoir, elles usent le chorion de l'œuf et le tégument de l'hôte jusqu'à la formation d'un trou de 60 à 100 μ de diamètre.

L'armature bucco-pharyngienne n'est pas employée comme un poinçon - sinon peut-être *in fine*. J'ignore si la *pars labialis* est éventuellement utilisée comme une cisaille pour agrandir le trou initial, mais les mouvements latéraux dont fait état PANTEL (1910 : 44) m'ont paru d'importance secondaire.

MICHALK (1935 : 136-138), excluant qu'une petite larve puisse perforer un tégument d'Hétéroptère par des moyens purement mécaniques, a émis l'hypothèse d'une action chimique complémentaire. Contrairement à l'opinion qui lui est attribuée (Contr. III : 216; VIKTOROV 1960 : 109), PANTEL (1910 : 45 et fig. 8 pl. 1) a finalement écarté cette hypothèse dans le cas de *Gymnosoma* sp.

Personnellement, j'ai toujours trouvé des bords extrêmement nets aux trous de pénétration que n'obture pas un caillot d'hémolymphe. Le noircissement périphérique observé dans certains cas (notamment sur des hôtes expérimentaux à téguments clairs, tel que *Ceresa bubalus*) me paraît une banale réaction post-traumatique de mélanisation. Enfin, ayant constaté *de visu*, la longueur même des opérations (comme PANTEL, l. c. : 44, dans le cas de *Winthemia*), je ne doute pas que l'éclosion et l'entrée dans l'hôte s'effectuent de manière purement mécanique.

b - *Helomyia lateralis*

Contrairement à ce qu'on observe chez les *Ectophastini*, l'éclosion de l'œuf et l'entrée de la larve dans l'hôte semblent, le plus souvent, chez *H. lateralis*, des opérations distinctes, successives.

L'œuf étant notablement aplati latéralement, la jonction de ses faces droite et gauche représente, en quelque mesure, une ligne de moindre résistance et l'éclosion se produit, le long de cette ligne, par une déchirure allongée du pôle postérieur (fig. 66). L'armature buccale, agissant à la manière d'un poinçon, comme chez les *Allophorina* (v. *infra*), suffirait donc à déchirer l'œuf et je doute que la larve, pour éclore, doive beaucoup utiliser ses lèvres latérales.

La pénétration dans l'hôte, qui implique l'intervention de celles-ci, s'effectue, au voisinage du point de dépôt de l'œuf, entre pronotum et scutum II, entre thorax et abdomen ou sous les métapleures, par les membres articulaires de l'Hétéroptère. L'on peut, en effet, retrouver dans ces membranes la discrète cicatrice brune, formée après l'entrée du parasite.

Dans les cas où l'œuf repose sur la membrane même par laquelle la larve a pénétré, un petit coagulat cicatriciel emprisonne le pôle postérieur du chorion; bien souvent, cependant, l'œuf n'est pas solidaire de la cicatrice et ne renferme nul coagulat d'hémolymphe. De toute évidence, la larve l'a correspondante a été capable d'effectuer un petit trajet hors de la punaise avant d'y pénétrer. J'examinerai, ci-après, jusqu'à quel point la position des œufs compense ce facteur propice à l'élimination des larves.

4. — DURÉE DE L'INCUBATION

a - Méthode particulière d'étude

Le développement embryonnaire des *Phasinae* commençant immédiatement après la fécondation (cf. Chap. VI, Sect. D3), l'incubation représente la période du développement dans l'œuf, depuis celle-ci jusqu'à l'éclosion. L'on déterminera sa durée avec d'autant plus de précision que ces événements eux-mêmes seront plus exactement définis dans le temps.

La fécondation ne se traduisant par aucun signe extérieur, l'on ne peut en saisir le moment qu'indirectement, par référence à la ponte. Celle-ci pouvant se trouver quelque peu différée (cf. Chap. VI), il importe, toutefois, pour ce

faire, que les deux phénomènes se suivent, au maximum, à quelques heures près.

Cette condition est remplie pour tous les œufs d'une série de pontes rapprochées sur l'hôte, à l'exception du premier (cf. Chap. VI). Les œufs ainsi obtenus et suivis en chambre humide constituent le meilleur matériel pour l'étude des temps d'incubation.

L'éclosion exigeant, normalement, un certain temps, il faut adopter un critère qui permette de la tenir pour acquise.

Dans le cas des œufs d'*Ectophasiini* observés, sans aucun substrat, en chambre humide, l'on ne peut fixer l'éclosion achevée au moment où la larve l'est sortie de la coque de l'œuf, puisque la larve éclosante dans la nature ne quitte pas l'œuf et attaque aussitôt le tégument de l'hôte. Au surplus, certaines larves ne parviennent jamais à abandonner le chorion, même après y avoir foré un large trou, soit qu'elles y meurent, soit qu'elles s'y retournent pour amorcer, et parfois réussir, un second trou au pôle antérieur.

J'ai donc tenu pour éclos tout œuf où l'apex de l'armature buccale de la larve sortait manifestement du chorion par un premier trou, si petit fût-il, et pour non éclos, tout œuf où cette armature demeurait prisonnière sous le chorion.

Compte tenu de ces conventions, des observations aussi rapprochées que possible permettent de déterminer deux temps entre lesquels se situe nécessairement l'éclosion. Connaissant déjà le moment de la fécondation, l'on peut ainsi préciser, pour chaque œuf, les durées minimale et maximale de son incubation.

Considérant des œufs dont le moment de fécondation est exactement défini (œufs pondus en série sur l'hôte durant un temps court, cf. Chap. VI), l'on peut ériger en règle que si un certain nombre d'œufs de la même espèce se développent simultanément dans des conditions comparables, ils présentent une durée d'incubation uniforme.

Corollairement, s'il ne s'écoule pas de délais uniformes entre les pontes et les éclosions d'œufs de date de fécondation incertaine observés en ces conditions, l'on peut admettre qu'ils ont subi des rétentions plus ou moins prolongées et que ceux d'entre eux dont l'incubation apparente est la plus longue ont été pondus dans le plus court délai après la fécondation.

Ceci permet, si l'on dispose simultanément de nombreux œufs de la même espèce, expulsés sous choc à l'acétate d'éthyle, de tenir les plus longues de leurs durées apparentes d'incubation pour aussi significatives que des durées exactement déterminées.

J'ai utilisé, ici, ces deux sortes de données; je cite, en outre, à titre indicatif, les durées d'incubation apparentes de quelques œufs obtenus isolément, sous choc à l'acétate d'éthyle.

b - Résultats obtenus

Les données publiées sur la durée de l'incubation d'œufs de *Phasiinae* pondus sur l'hôte ne présentent pas le moment de la fécondation. Chez *Trichopoda pennipes*, le développement embryonnaire durerait 2-3 jours selon DRAKE (1920 : 73), 30 h. selon WORTHLEY (1924 : 11) et au moins 3 jours, avec prolongation éventuelle de 2 jours par temps froid, selon BEARD (1940 : 633). HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) assignent à *Bogostella fasciata* une incubation de 3 jours. Pour VIKTOROV (1960 a : 103), « le développement de l'embryon de *Chryseria helluo* dans l'œuf s'achève d'ordinaire dans les 2-3 jours suivants la ponte ».

Mes observations les plus significatives sont les suivantes (1) :

- Cystogaster globosa* - Lot 1) 49 h 02 / 65 h 05 (12 œufs du 21.VII.59).
 Lot 2) 93 h 12 / 115 h (35 œufs du 4 au 11.VII.60).
Gymnosoma clavata - 84 h 18 / 93 h 56 (30 œufs du 5 au 17.X.59).
G. rotundata - 74 h 02 / 94 h 02 (40 œufs du 5 au 11.VII.60).
G. dolycoridis - Lot 1) 70 h 26 / 86 h 05 (19 œufs du 28.VIII au 7.IX.59).
 Lot 2) 75 h 15 / 91 h 31 (23 œufs du 14 au 20.IX.59).
G. carpocoridis - 71 h 15 / 94 h 27 (1 œuf éclos le 15.VII.60; moment de la fécondation bien déterminé).
Clytiophasia dalmatica - Lot 1) 91 h 40 / 99 h (5 œufs du 14.IV.59).
 Lot 2) 135-146 h (valeur minimale pour 2 œufs pondus sous choc à l'acétate d'éthyle, les 18 et 19.III.59).
Ectophasia rostrata - Lot 1) 60 h 20 - 71 h 45 / 72 h 20 - 81 h 15 (4 œufs sur 10 éclos entre les 22 et 27.IX.59).
 Lot 2) 118 h 50 - 137 h / 134 h 50 - 145 h (4 œufs sur 7 éclos entre les 2 et 5.X.57).
E. rubra - Lot 1) 126 h 15 - 127 h 30 / 138 h 15 - 139 h 15 (2 œufs sur 7 éclos entre les 23 et 27.IX.59).
 Lot 2) 212 h 10 - 239 h / 228 h 40 - 255 h 45 (3 œufs sur 5 éclos entre les 2 et 8.X.57).
Helomyia lateralis - 261 h 15 / 287 h 15 (1 œuf éclos le 8.X.57; fécondation incertaine à 17 h près).

c - Signification de la durée de l'incubation

Les résultats qui précèdent montrent, tout d'abord, que, conformément aux quelques données des auteurs, la durée de l'incubation des œufs de PHASIINAE pondus sur l'hôte n'est jamais très élevée. L'on notera, toutefois, qu'une incubation réelle (i. e. comptée depuis le moment de la fécondation) de 48 heures paraît un minimum. En outre, il existe des incubations beaucoup plus longues que celles jusqu'alors connues, sans excéder, néanmoins, dix à douze jours (*Ectophasia rubra* et *Helomyia lateralis* en octobre).

En second lieu, la durée de l'incubation des œufs d'une même espèce varie selon les circonstances, comme l'avait déjà vu BEARD. *Clytiophasia dalmatica* s'est développée plus lentement en mars qu'en avril 1959; *Ectophasia rostrata* et *rubra* se sont développées plus vite dans la dernière décade de septembre que dans la première décade d'octobre 1959; *Cystogaster globosa* s'est développé plus lentement durant le mois de juillet anormalement froid et humide de 1960 que durant le même mois en 1959.

(1) Sauf deux cas d'œufs isolés, tous mes chiffres se rapportent aux durées d'incubations observées dans des lots d'œufs élevés simultanément à la température du laboratoire. Les chiffres à gauche et à droite d'une barre oblique représentent respectivement les durées minimales et maximales; l'importance des différences entre les unes et les autres tient à l'impossibilité de toujours pratiquer, vu l'abondance du matériel, des examens suffisamment rapprochés des œufs en cours de développement.

Lorsque je mentionne une seule valeur minimale et une seule valeur maximale, chacune représente une moyenne établie grâce à des œufs dont la fécondation était déterminée à quelques minutes ou heures près (œufs pondus en série sur l'hôte, premiers de série exclus). Lorsque je donne deux valeurs minimales et deux valeurs maximales, il s'agit de valeurs extrêmes pour les plus longues des incubations observées parmi des œufs obtenus sous choc asphyxique à l'acétate d'éthyle (moment de la fécondation indéterminé).

En troisième lieu, *dans des circonstances égales, des espèces différentes ne présentent pas la même durée d'incubation*. Ceci vaut notamment pour des espèces très apparentées; par exemple l'incubation est presque deux fois plus longue chez *Ectophasia rubra* que chez *E. rostrata*.

Dans le cas d'espèces de biologies assez différentes, il serait intéressant de pouvoir préciser dans quelle mesure la durée de l'incubation représente une adaptation aux conditions de vie. Par exemple, en des conditions (juillet 1960) où l'œuf de *G. rotundata* — qui pond sur les *Palomena* de milieux ombreux et frais — se développe rapidement, celui de *C. globosa* — qui pond sur des *Aelia* de milieux secs et ensoleillés — a un développement plus long que d'ordinaire.

Sachant obtenir facilement des œufs sur l'hôte et étudier leur incubation en chambre humide, il suffirait, pour effectuer une enquête comparative de ce genre, de reprendre mes observations sur une plus grande échelle, avec l'outillage approprié au contrôle des températures et humidités.

5. — LES ÉCHECS DE L'ŒUF ET LEUR DIAGNOSTIC

De multiples causes d'échec du développement des œufs de Tachinaires déposés sur l'hôte ont été mentionnées par THOMPSON (1923 a : 179-187), par TOTBILL & coll. (1930 : 199-204) et par HAWBOLDT (1947 : 98-99).

Quant aux *Phasiinae*, les auteurs signalent sommairement le rejet d'œufs lors de mues des hôtes (WORTHLEY 1924 : 15, TISCHLER 1938 : 353, BEARD 1940 : 643) et les aléas de la pénétration des larves dans les punaises (SUSTER 1929 a : 64, BEARD 1940 : 638).

La proportion élevée des échecs au stade œuf mérite une étude plus attentive. J'ai observé 1 460 cas naturels de parasitisme par les *Ectophasiini*; abstraction faite de 103 œufs en cours de développement, j'ai constaté que, sur 1 357 œufs dont le sort était fixé, 493, soit 36 %, ne correspondaient à aucune larve, morte ou vivante, dans l'hôte. Ce pourcentage n'étant qu'une résultante, je crois pouvoir analyser les modalités d'échecs aussi nombreux en me référant, dans les sous-sections 6 et 7 ci-après, aux phases successives du développement de l'œuf.

J'indiquerai simplement ici comment préciser l'état de développement des œufs trouvés sur l'hôte.

Ces œufs ne subiront aucune altération autre qu'un certain éclaircissement (c'est pourquoi je préconise leur montage direct dans le milieu de Berlese).

Le tableau suivant, valable pour les *Ectophasiini*, aidera alors à diagnostiquer les principaux cas possibles.

- | | |
|---|-------|
| a (b, c) — Œufs sans aucune déchirure, ronde ou étoilée, à la face ventrale du pôle postérieur, ni en d'autres points; chorion sans plages mélaniques grattées par la larve; pas de caillot brun ou noirâtre d'hémolymphe de l'hôte; pas de trou ni de bouchon cicatriciel dans le tégument sous-jacent de l'hôte... ŒUFS NON ÉCLOS | 1 (4) |
| 1 (4) — Œufs ne renfermant aucune trace de larve développée, pas même de stigmates postérieurs ou d'ébauche hyaline d'armature bucco-pharyngienne. | 2 (3) |

- 2 (3) - Œuf bien bombé, de couleur claire et brillante, à crypte respiratoire et assise chorale adhésive propres; contenu homogène (au plus quelques petits globules plus réfringents), sans bulles d'air, donnant dans le milieu de Berlese une belle image claire, ambrée; œuf préparé 2-3 jours au plus après la capture de l'hôte. . . . Œuf frais vivant
- 3 (2) - Œuf ne présentant pas ces caractères; s'il s'agit d'un œuf ancien, sa face dorsale est déprimée et il est souvent souillé par des grains de pollen, des écailles de Lépidoptères et surtout des filaments et des fructifications de champignons qui envahissent l'assise adhésive, la crypte et parfois la totalité de l'œuf; s'il s'agit d'un œuf récent, il est vide de tout contenu (quoique son chorion soit intact) ou bien présente, en préparation, un contenu lacuneux, irrégulièrement réparti et plus ou moins opaque et brunâtre. . . (Œuf « stérile »⁽¹⁾)
- 4 (1) - Œufs renfermant une larve 1, plus ou moins développée, en position directe, en voie de retournement ou retournée dans l'œuf et pouvant n'être discernable que par ses stigmates postérieurs ou une ébauche hyaline extrêmement discrète d'armature buccale. . . . 5 (6)
- 5 (6) - Aspect de l'œuf comme en 2; larve remplissant complètement l'œuf et ayant, en préparation dans le milieu de Berlese, une belle coloration claire; œuf préparé quelques jours au plus après la capture de l'hôte. . . Larve 1 vivante en cours de développement
- 6 (5) - Aspect des œufs anciens cités en 3; larve 1 comme desséchée dans l'œuf et ayant dans le milieu de Berlese une coloration plus ou moins brune; armature buccale peu déformée.
. Larve 1 morte en cours de développement
- b (a, c) - Œufs avec une déchirure ronde ou étoilée, même discrète, à l'un des pôles (généralement le pôle postérieur) ou aux deux, mais renfermant encore au moins la partie postérieure de la larve 1; tégument sous-jacent de l'hôte plus ou moins érodé ou perforé.
. ŒUFS ÉCLOSANTS. 7 (8)
- 7 (8) - Aspect de l'œuf comme en 2; larve dans l'œuf ou partiellement hors de l'œuf (éventuellement en partie engagée dans l'hôte) et donnant une préparation claire; vivante lorsque l'œuf a été préparé, au plus quelques jours après la capture de l'hôte.
. Larve 1 éclosante vivante
- 8 (7) - Aspect des œufs anciens cités en 3; larve comme en 6, fréquemment ramassée à l'un des pôles de l'œuf; œuf souvent foré aux deux pôles ou présentant des plages mélaniques grattées par la larve; armature buccale parfois très déformée ou brisée.
. Larve 1 morte éclosante
- c (a, b) - Œufs avec une grande déchirure ronde ou étoilée (le plus souvent à la face ventrale du pôle postérieur), mais vides de larve et renfermant la mue embryonnaire remplie ou non par un caillot brun-noir d'hémolymphe de l'hôte, selon que celui-ci a été perforé ou non et a plus ou moins saigné; chorion ayant selon l'ancienneté de l'éclosion l'aspect cité en 2 ou en 3. . . . ŒUFS ÉCLOS. . . . 9 (10)

(1) Cette catégorie comprend aussi bien des œufs non fécondés que des œufs morts précocement sans développement.

- 9 (10) - Une perforation dans l'hôte avec ou sans réaction cicatricielle; larve correspondante dans l'hôte, fut-elle morte au stade I entre deux feuillets tégumentaires; œuf renfermant le plus souvent un caillot d'hémolymphe très sombre . . . *Larve I ayant infesté l'hôte*
- 10 (9) - Œuf plein d'air, ne renfermant pas de caillot d'hémolymphe; tégument de l'hôte non perforé; larve correspondante introuvable dans l'hôte, parfois morte à côté de l'œuf ou sous l'œuf. . . .
 *Larve I morte hors de l'hôte*

6. — LES ÉCHECS AVANT L'ÉCLOSION

a - Perte d'œufs

Tout œuf expulsé en dehors d'un hôte convenable (œufs déposés sur les ♂♂ - cf. Chap. VI, Sect. C - ou expulsés spontanément *in vitro* par les ♀♀ privées d'hôtes) est fatalement perdu pour l'espèce.

Certains des œufs pondus sur l'hôte se trouvent dans le même cas. Il s'agit de ceux qui n'adhèrent pas à l'hôte (œufs déposés en une position inadéquate ou pondus éclosants après une longue rétention) et de ceux rejetés avant l'éclosion par suite d'une exuviation ou accidentellement du fait de mouvements des appendices de l'hôte.

Ces possibilités de perte avant éclosion ont toutes été constatées *in vitro*, mais toujours exceptionnellement; leur fréquence naturelle - qui ne peut être évaluée, par suite de la disparition même des œufs - doit donc être tenue pour faible.

b - Non-développement des œufs

Certains œufs - que je qualifie globalement de « stériles » - ne présentent aucun développement apparent. Il s'agit d'œufs pondus vides de tout contenu, d'œufs traumatisés lors de la mise en place par la ♀ ou du fait de mouvements de l'hôte, d'œufs envahis de champignons et, surtout, d'œufs probablement non fécondés mourant sans présenter d'ébauche de larve.

Lors des expériences de ponte sur hôte *in vitro*, j'ai obtenu 7,8 % d'œufs d'*Ectophasiini* « stériles » (cf. Chap. VI, Sect. D5).

Dans la nature, 7 % des œufs d'*Ectophasiini* que j'ai observés sur hôtes se trouvaient dans le même cas et le pourcentage de stérilité ne varie pas significativement d'une espèce à l'autre (de 3,9 à 10,8 %) (cf. Tabl. F).

Ces faits et la nature même des causes d'échec probables permettent de considérer le non-développement des œufs d'*Ectophasiini* comme accidentel et de peu d'importance quantitative.

Chez *Helomyia lateralis*, le taux de stérilité apparemment plus élevé (23,3 %, cf. Tabl. F) ne dépend peut-être que de la manière de diagnostiquer celle-ci. En considérant comme stérile tout œuf mort où la larve I ne s'est pas développée, l'on ne commet, dans le cas des *Ectophasiini*, qu'une faible erreur, vu la précocité de l'apparition de la larve dans l'œuf. La lente différenciation de la larve I d'*Helomyia* conduit certainement, par contre, à compter comme stériles nombre d'œufs morts en cours de développement

(d'où la faible proportion apparente de ceux-ci, v. *infra*). Je ne crois donc pas devoir attribuer de signification particulière à la stérilité apparemment élevée des œufs de cette espèce.

c - Mort au cours du développement embryonnaire

Certains œufs d'*Ectophasitini* meurent à un stade variablement précoce du développement, avec une larve I plus ou moins totalement différenciée.

TABLEAU F
IMPORTANCE DES ÉCHECS AVANT L'ÉCLOSION
(*Ectophasitini* et *Helomyia*)

| GROUPES OU ESPÈCES | TOTAL DES CAS (1) | ŒUFS STÉRILES | | ŒUFS VIVANTS | ŒUFS DONT LE SORT EST FIXÉ | ŒUFS MORTS AVANT L'ÉCLOSION | |
|----------------------------------|----------------------|------------------|------|-----------------|----------------------------------|-----------------------------------|------|
| | | Nombre | % | | | Nombre | % |
| <i>Ectophasitini</i> | 1460 | 103 | 7,0 | 103 | 1254 | 68 | 5,4 |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> . | 142 | 9 | 6,3 | 2 | 131 | 14 | 10,6 |
| <i>Ectophasia rostrata</i> . . | 184 | 20 | 10,8 | 23 | 141 | 13 | 9,2 |
| <i>Ectophasia rubra</i> . . . | 162 | 13 | 8,0 | 9 | 140 | 8 | 5,7 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> . . . | 52 | 3 | 5,7 | 6 | 43 | 2 | 4,6 |
| <i>Gymnosoma desertorum</i> . | 78 | 6 | 7,9 | 0 | 72 | 3 | 4,1 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 114 | 12 | 10,5 | 25 | 77 | 4 | 5,1 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> . | 268 | 23 | 8,5 | 27 | 218 | 12 | 5,5 |
| <i>Cystogaster globosa</i> . . . | 228 | 9 | 3,9 | 8 | 211 | 7 | 3,3 |
| <i>Helomyia lateralis</i> . . . | 214 | 50 | 23,3 | 13 | 151 | 3 | 1,9 |

(1) Il s'agit ici des œufs récoltés sur tous les hôtes, indifféremment, puisque jusqu'à l'éclosion le substrat n'exerce aucune influence sur le développement des œufs.

Il s'agit, comme précédemment, d'œufs envahis de champignons ou ayant subi une injure mécanique, mais aussi d'œufs renfermant une larve dont l'armature buccale présente quelque malformation (cas observé *in vitro* et dans la nature).

L'évaluation de l'importance des pertes correspondantes doit porter sur les œufs non stériles et dont le sort soit fixé; ceci exclut la considération des œufs vivants en cours de développement dont la proportion varie d'ailleurs considérablement (cf. Tabl. F) selon que leurs hôtes furent récoltés au cours d'une période de ponte du parasite (majorité de mes hôtes de *Gymnosoma carpocoridis* et *G. dolycoridis*) ou durant l'hivernage (*G. desertorum*) et aussi selon que les dissections ont été immédiates (*Ectophasia rostrata*) ou différées (*Clytiophasia dalmatica*, *Cystogaster globosa*).

Sur 1254 cas naturels de parasitisme par *Ectophasiini* dans lesquels le sort de l'œuf non stérile était fixé, j'ai reconnu 68 œufs morts en cours d'incubation, soit 5,4 % d'échecs à cette phase du développement. Les pourcentages des échecs ne variant guère significativement d'une espèce à l'autre (de 3,3 à 10,6 %, cf. Tabl. F), je considère, en cette circonstance encore, la mort de l'œuf comme accidentelle et de peu d'importance quantitative.

La très faible proportion des œufs d'*Helomyia lateralis* morts en cours de développement (1,9 %) n'est probablement qu'apparente (v. *supra*).

7. — LES ÉCHECS AU MOMENT DE L'ÉCLOSION

a — Circonstances et importance des échecs à l'éclosion

A en juger par l'aspect des œufs demeurés sur l'hôte, les échecs à l'éclosion tiennent aux circonstances suivantes :

— quelquefois, la larve se retourne dans l'œuf à diverses reprises et use le chorion en divers points, le marquant de plages mélaniques, mais sans réussir à le perforer;

— plus généralement, elle perce ou éclate le chorion, normalement ou aux deux pôles, mais ne parvient pas à éroder le tégument au point que l'hémolymphe de l'hôte envahisse l'œuf; le plus souvent, elle meurt alors emprisonnée dans l'œuf, mais elle peut aussi l'abandonner et se perdre hors de l'hôte ou, plus rarement, se dessécher, appendue ou accolée au chorion vide;

— dans une minorité de cas, la larve ayant transpercé le tégument de l'hôte meurt néanmoins soit dans l'hémolymphe coagulée dans le chorion, soit dans le trou de pénétration, soit entre deux feuillets tégumentaires sous-jacents à l'œuf.

En évaluant les pertes correspondantes sur les seuls œufs parvenus à l'éclosion (cf. Tabl. G), l'on constate que l'élimination est beaucoup plus fréquente et bien plus variable d'une espèce à l'autre à ce stade qu'aux précédents : dans 1186 cas naturels de parasitisme par des *Ectophasiini* ayant atteint ou dépassé le stade de l'éclosion, 27,2 % des larves (322) sont mortes à ce stade, les taux d'échecs variant de 11,2 à 68,4 % selon les espèces.

La disparité de ces taux implique des éliminations de caractère, pour ainsi dire, spécifique; leur valeur élevée suppose des causes d'échecs plus régulières que la longueur ou la difficulté intrinsèque des opérations d'éclosion.

Pour mettre en évidence ces causes spécifiques d'échecs, il convient d'examiner les capacités de pénétration des larves, en fonction des propriétés des téguments qu'elles rencontrent, ainsi que les conséquences des choix des ♀♀ quant aux hôtes et aux points de ponte.

b - Pénétration des larves et propriétés des téguments

L'examen des capacités de pénétration des larves I d'*Ectophasiini* est inséparable de la connaissance des propriétés mécaniques du tégument des hôtes en ses différents points. Celle-ci demeure malheureusement rudimentaire, car la seule étude utilisable (EDEN 1940) ne renferme qu'une description sommaire des couches cuticulaires de l'arrière du pronotum de huit espèces d'Hétéroptères, sans discussion de leurs propriétés mécaniques.

Mes observations reposent donc, avant tout, sur une appréciation subjective des propriétés mécaniques des téguments rencontrés au cours des dissections. Il m'est néanmoins apparu que le pouvoir de pénétration des larves I de *Phasiinae* n'est pas aussi limité qu'on l'admettait et que l'épaisseur et la dureté des téguments ne représentent pas les seuls obstacles, ni même les plus importants, auxquels elles se heurtent.

1^o CAPACITÉ DE PÉNÉTRATION DES LARVES I - L'observation montre que les larves I de plusieurs espèces transpercent couramment des téguments épais et durs : tergites abdominaux d'*Eurydema* (*Clytiomyia continua*) ou d'*Aelia* (*Cystogaster globosa*, *Ectophasia rubra*, *Gymnosoma desertorum*), base du scutellum des Pentatomides (*G. clavata*), barre basilaire, ou médiane, de la face inférieure du scutellum des *Dolycoris*, ou *Carpocoris* (resp. *G. dolycoridis*, *G. carpocoridis*), moitié antérieure du pronotum ou totalité des marges dorsales et ventrales d'*Eurygaster* (resp. *Clytiophasia dalmatica*, *Chryseria helluo*), parties ventrales de la tête et du thorax d'*Acanthosomatidae* (*Subclytia rotundiventris*).

L'expérience prouve que d'autres larves sont capables de perforer des téguments plus épais que ceux qu'elles rencontrent normalement; par exemple celle d'*Ectophasia rostrata* peut traverser les côtés des tergites abdominaux de *Ceresa bubalus* aussi facilement que le mince scutum II des Pentatomides.

Voir dans un « bouclier de chitine » (SUSTER 1929 a : 64) une cuirasse infranchissable est donc un avis trop absolu.

Il semble pourtant que les larves I puissent se heurter à de tels obstacles, notamment sur les *Graphosoma* adultes qui possèdent une épaisse épicuticule dure et une endocuticule épaisse aussi et beaucoup plus homogène que chez les autres punaises (EDEN 1940 : 221 et fig. 6). C'est du moins ce qu'indiquent les 60 à 100 % d'échecs à l'éclosion des œufs de *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra* (cf. Tabl. G) ou *Gymnosoma* sp. (VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 54) sur ces hôtes (v. déjà in DUPUIS 1951 a : 47).

2^o PROPRIÉTÉS DES TÉGUMENTS DE L'HÔTE - Hormis le cas des œufs sur *Graphosoma*, les difficultés rencontrées par les larves éclosantes tiennent moins à l'épaisseur et à la dureté du tégument des punaises qu'à ses défauts de planéité ou de rigidité et aux replis ou superpositions de feuillets cuticulaires.

TABLEAU G
IMPORTANCE DES ÉCHECS A L'ÉCLOSION
(Ectophasiini)

| GROUPES OU ESPÈCES | ŒUFS PARVENUS A L'ÉCLOSION | ÉCHECS A L'ÉCLOSION | |
|---|-------------------------------|---------------------|------|
| | | Nombre | % |
| 1 - Importance globale (sur tous hôtes) | | | |
| <i>Ectophasiini</i> | 1186 | 322 | 27,2 |
| 2 - GYMNOSOMATINA mono- ou oligophages (œufs sur <i>Graphosoma</i> en nombre nul ou négligeable) | | | |
| <i>Cystogaster globosa</i> . . . | 204 | 28 | 13,7 |
| <i>Gymnosoma desertorum</i> . . | 69 | 18 | 26,0 |
| <i>G. clavata</i> | 41 | 15 | 36,5 |
| <i>G. dotycoridis</i> | 206 | 70 | 33,9 |
| <i>G. carpocoridis</i> | 73 | 50 | 68,4 |
| 3 - ECTOPHASIINA polyphages | | | |
| a - Œufs sur hôtes autres que <i>GRAPHOSOMA</i> | | | |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> . . | 47 | 9 | 19,1 |
| <i>Ectophasia rostrata</i> | 98 | 11 | 11,2 |
| <i>Ecl. rubra</i> | 116 | 17 | 14,7 |
| b - Œufs pondus sur <i>GRAPHOSOMA</i> | | | |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> . . | 70 | 42 | 60,0 |
| <i>Ectophasia rostrata</i> | 30 | 27 | 90,0 |
| <i>Ecl. rubra</i> | 16 | 16 | 100 |

Un tégument plan et rigide, recouvrant directement la cavité générale ou les muscles de l'Hémiptère, offre à l'œuf des *Ectophasiini* une adhérence parfaite et, à la larve, un appui excellent pour sa pénétration directe. Tels sont, notamment, les tergites abdominaux et le scutum II des imagos de *Pentalomoidea* (1).

Il en va tout autrement des téguments flexibles (même minces comme l'aile), fortement modifiés (face ventrale de la tête et du thorax) ou jointifs à d'autres (feuilletés supérieurs et inférieurs des hémélytres et de l'apex du scutellum; cuticule nymphale superposée au tégument imaginal des hôtes avant la mue).

Les larves I qui rencontrent de tels téguments meurent fréquemment hors de l'hôte ou rétractées dans l'œuf ou encore, emprisonnées entre deux feuillets.

BEARD (1940 : 638) et TAYLOR (1945 : 13) avaient déjà constaté l'échec des œufs de *Trichopodina* déposés sur les hémélytres des hôtes. J'ai, pour ma part, observé l'échec de 100 % des œufs de toutes espèces adhérant aux hémélytres et aux ailes, et celui de tous les œufs de *Gymnosoma dolycoridis*, *G. carpocoridis*, *G. desertorum*, *G. clavata* ou *Cystogaster globosa*, adhérant aux points où les feuillets supérieur et inférieur du scutellum se trouvent étroitement accolés.

c - Conséquences du comportement de ponte

Ce qui précède permet de penser que le choix du point de dépôt de l'œuf par les ♀♀ exerce une influence déterminante sur le sort des larves éclosantes. Vu la nécessité de tenir compte des altérations de comportement que certains hôtes imposent aux ♀♀ des polyphages (cf. Chap. VII) et de considérer des matériaux abondants, j'ai procédé à la vérification de ce rapport pour les 8 espèces qui font l'objet du Tabl. G.

1° ESPÈCES MONO- OU OLIGOPHAGES - Les ♀♀ d'*Ectophasiini* mono- ou oligophages choisissent toujours une espèce d'hôte compatible avec les exigences trophiques de leurs larves, mais elles ne pondent pas constamment en des points parfaitement convenables à la pénétration de celles-ci. De la sorte, et malgré leur spécificité parasitaire élevée, ces *Phasiinae* subissent de 13,7 à 68,4 % d'échecs à l'éclosion.

α) Lorsque la position de l'œuf est constante ou présente des variantes peu significatives pour les larves (par exemple sur un tergite plutôt que sur un autre), le taux d'échecs à l'éclosion reste faible. Il ne dépasse pas, par exemple, 14 % pour les œufs de *Cystogaster globosa* pondus sur les *Aelia* (et dans une moindre mesure sur les *Neoliglossa*).

β) Lorsque la position de l'œuf est variable, le taux d'échecs paraît plus élevé ainsi que l'attestent les exemples suivants :

Chez *Gymnosoma desertorum* (bien qu'elle ponde, comme *C. globosa*, sur les tergites abdominaux des *Aelia*), le taux d'échecs atteint 26 %.

(1) J'ai observé, sur les tergites abdominaux d'*Aelia acuminata* et sur le scutum II de divers hôtes (sauf *Graphosoma*) la réussite de 91,1 et 90,5 % des éclosions, respectivement de *Cystogaster globosa* et *Ectophasia rostrata* (154 et 67 larves ayant pénétré dans des punaises de la nature à partir de 169 et 74 œufs ayant atteint ou dépassé le stade de l'éclosion).

nombre d'œufs adhérant à la face inférieure de la pointe du scutellum dans laquelle les larves ne peuvent pénétrer.

Chez *G. clavata*, les 3/4 seulement des œufs sont pondus à la base du dessus du scutellum qui convient parfaitement à la pénétration des larves; les autres sont pondus à découvert, en des points assez divers de l'hôte, hémélytres compris, ce qui entraîne une mortalité à l'éclosion de 36,5 %, sensiblement plus élevée que chez les espèces à ponte plus modale.

Chez *G. dolycoridis*, l'œuf adhère, dans la quasi-totalité des cas, en position plus ou moins antérieure, à la face inférieure du scutellum des hôtes adultes, mais les larves I ne pénètrent dans ceux-ci que par l'épaisseur de la barre basilaire de cette pièce ou par la membrane qui la relie au métanotum. La réussite de l'éclosion exige donc que le pôle postérieur de l'œuf soit insinué très en avant sous le scutellum. Cette condition ne se trouvant pas toujours réalisée, près de 34 % des larves parvenues au stade de l'éclosion meurent dans l'œuf, hors de l'œuf ou entre les feuillets scutellaires de l'hôte.

γ) Lorsque la moindre variante de la position de l'œuf est très significative pour les larves, le taux d'échecs à l'éclosion atteint son maximum.

Ainsi, chez *G. carpocoridis*, l'œuf est pondu, dans la quasi-totalité des cas, en position apicale et plus ou moins médiane à la face inférieure du scutellum des hôtes spécifiques adultes, mais les larves I ne pénètrent dans ceux-ci que lorsque le pôle postérieur de l'œuf adhère à la barre médiane de cette pièce (seul point où elles ne risquent pas de périr entre deux feuillets tégumentaires accolés). C'est là une exigence très supérieure à celle de *G. dolycoridis* et sans commune mesure avec la précision de la mise en place de l'œuf, d'où un pourcentage d'échecs de 68,4 %, assez inattendu sur des hôtes spécifiques.

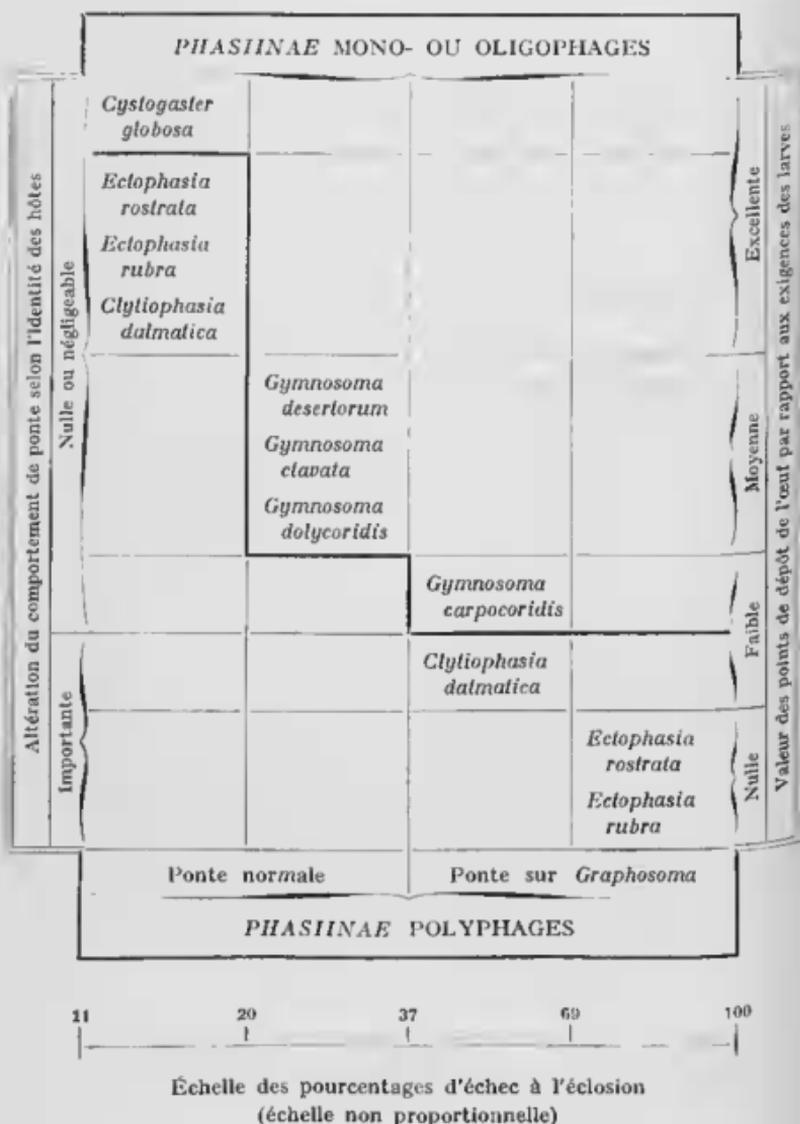
2° ESPÈCES POLYPHAGES - Les espèces d'*Ectophasiini* polyphages choisissent des hôtes qui, selon les cas, permettent une mise en place de l'œuf compatible avec la réussite de l'éclosion ou bien altèrent considérablement le comportement des ♀♀.

Dans le premier cas, elles ne diffèrent pas des espèces oligophages et présentent des taux d'échecs à l'éclosion comparables. Ceci se vérifie pour tous les œufs pondus en position normale sur des hôtes autres que les *Graphosoma*, notamment pour ceux d'*Ectophasia rostrata* (sur scutum II des Pentatomides; 11,2 % d'échecs), d'*Ect. rubra* (sur tergites abdominaux des *Aetia*, *Eurygaster* et autres; 14,7 % d'échecs), et de *Clytiophasia dalmatica* (sur la marge supérieure et inférieure des *Eurygaster*; 19 % d'échecs).

Dans le second cas, au contraire, essentiellement sur les *Graphosoma* adultes, les œufs sont pondus dans des positions aberrantes qui, compte tenu de la structure particulière du tégument de ces hôtes, entraînent de 60 à 100 % d'échecs à l'éclosion.

De l'ensemble de ces données, concernant 8 espèces bien différentes, je crois pouvoir conclure que le degré de précision des manœuvres de ponte constitue le principal facteur de réussite ou d'échec de l'œuf à l'éclosion. Le Tabl. H présente une traduction graphique de cette relation et montre son caractère sub-linéaire.

TABLEAU H
RELATIONS ENTRE LES POURCENTAGES D'ÉCHEC
À L'ÉCLOSION
ET LES CONDITIONS DE LA PONTE



d - Contradictions entre ponte et éclosion

Il y a lieu de souligner que les taux d'échecs observés révèlent l'existence de contradictions, souvent profondes, entre la biologie des ♀♀ et celle des larves. Le paragraphe précédent et le graphique du Tabl. H permettent de reconnaître deux modalités différentes de ces contradictions.

La première modalité s'observe chez les oligophages et résulte du caractère insuffisamment élaboré des manœuvres de ponte des ♀♀ eu égard aux exigences des larves; cette contradiction est typique et maximale chez *Gymnosoma carpocoridis*.

La seconde modalité s'observe chez les polyphages et résulte des altérations, au contact de certains hôtes, de manœuvres de ponte qui, normalement, placent les œufs en position propice à la pénétration des larves; cette contradiction est typique et maximale chez les *Ectophasia*.

Je ne puis juger, dès à présent, du caractère plus ou moins spécifique des contradictions constatées car divers faits indiquent qu'elles n'ont peut-être pas la même importance en tous temps et lieux. Par exemple, la ponte normale de *Clytiophasia dalmatica* sur *Eurygaster* a été établie sur des matériaux du Maroc, tandis que sa ponte aberrante sur *Graphosoma* a été observée en France. De même, les 68 % d'échecs de *Gymnosoma carpocoridis* à l'éclosion se produisent sur l'hôte imago; mais l'espèce attaque aussi, *in vitro* comme dans la nature, des hôtes préimaginaux sur lesquels le taux de ses éclosions réussies reste à établir.

Il serait donc utile de préciser, par des observations systématiques, dans quelle mesure les contradictions constatées pour une espèce de *Phasiinae* s'atténuent - ou s'aggravent - selon les conditions locales (populations plus ou moins marginales du parasite ? [1]), saisonnières ou écologiques et selon l'identité ou le stade des hôtes choisis.

L'on pourrait ainsi comparer la valeur « adaptative » (*i. e.* sélective) des diverses modalités d'habitat, de spécificité parasitaire, de comportement et de cycle annuel de chaque espèce de *Phasiinae*. Une telle enquête éclairerait probablement les relations entre instincts de ponte et de choix de l'hôte, distribution géographique, écologie, phénologie et fécondité au cours de l'évolution de ces Diptères.

e - Cas particulier d'*Helomyia lateralis*

Contrairement à celles des *Ectophasiina*, qui s'introduisent dans l'hôte immédiatement sous l'œuf, les larves I d'*Helomyia* effectuent fréquemment un petit trajet entre l'œuf et la membrane articulaire qu'elles perforent pour pénétrer dans la punaise (*v. supra*). Cette circonstance semble, *a priori*, un facteur d'élimination de larves, justifiant une étude particulière du cas.

Je distinguerai d'emblée les éclosions sur hôtes divers et sur *Graphosoma*, car j'ai précédemment cité, comme exemple de contradiction entre les exigences des ♀♀ et des larves (DUPUIS 1951 a : 51), le cas même d'*Helomyia* « dont

(1) Cf. les variantes locales du comportement de ponte de *Chryseria helluo* (Chap. VII, Sect. A 5).

les ♀♀ pondent très fréquemment sur *Graphosoma italicum*, et dont les larves sont, en général, incapables de pénétrer dans ce Pentatomide ».

Sur hôtes divers (*Eurygaster*, *Dolycoris* ...), je n'ai constaté que 18 échecs à l'éclosion sur 69 larves d'*Helomyia* ayant atteint ou dépassé le stade de l'éclosion. Le taux d'échecs correspondant (26 %) étant du même ordre que chez les *Gymnosoma* oligophages à ponte de précision moyenne (v. *supra*), les aléas du trajet de la larve d'*Helomyia* hors de l'œuf ne paraissent pas considérables. En fait, ils seraient compensés par la précision même du comportement de ponte, les œufs d'*Helomyia* se trouvant placés, en grande majorité, à proximité même des membranes articulaires et en position protégée (avant de la cavité sous-pronotale, articulation thoraco-abdominale latéralement ...).

Sur *Graphosoma*, j'ai observé 79 œufs d'*Helomyia* ayant atteint ou dépassé le stade de l'éclosion; un seul correspondait à une larve dans l'hôte. Le taux d'échecs à l'éclosion serait, ici, de 98,7 % et très comparable à celui des œufs d'*Ectophasia* sur ces mêmes hôtes.

Mes dissections ayant été conduites simultanément et avec la même précision, que les *Graphosoma* portent des œufs d'*Ectophasiina* ou d'*Helomyia*, je pourrais tenir mes données pour également sûres dans les deux cas. Mais l'on peut affirmer l'échec des *Ectophasiina* — dont les larves I mortes demeurent le plus souvent dans l'œuf — avec plus de certitude que dans le cas d'*Helomyia* — dont les larves I abandonnent normalement l'œuf avant de pénétrer dans l'hôte. Par ailleurs, un doute pouvant subsister quant à d'éventuelles larves I mortes encapsulées dans les punaises (quelques œufs, sans larve correspondante dans l'hôte, renfermaient un léger coagulat), je préfère évaluer à 75 % environ la proportion des échecs à l'éclosion des œufs d'*Helomyia* sur *Graphosoma*.

La grande différence entre les taux d'échecs sur hôtes divers et sur *Graphosoma* ne saurait ici s'expliquer, comme précédemment, par la dureté et l'épaisseur de la cuticule de ces derniers, puisque les larves d'*Helomyia* pénètrent dans l'hôte par ses membranes articulaires. Il semble plutôt que la position même des œufs soit responsable des échecs constatés. Il est certain, par exemple, que les larves issues des nombreux œufs d'*Helomyia* déposés dans les cavités articulaires des hémélytres et ailes des *Graphosoma* ne peuvent pénétrer dans la punaise en ces endroits avant d'avoir été érasées ou rejetées par les mouvements de ses ailes. Malheureusement, les autres hôtes sur lesquels j'ai observé l'œuf d'*Helomyia* sont trop divers, trop peu nombreux dans chaque espèce et de trop de provenances géographiques pour permettre des comparaisons significatives.

L'intéressante question des contradictions entre la ponte et l'éclosion d'*Helomyia lateralis* que j'ai posée il y a douze ans ne sera donc résolue qu'à l'aide de nouvelles observations, d'ailleurs difficiles, dans les régions où j'ai pu travailler, vu la relative rareté de l'espèce.

B — ŒUFS INTRODUICTS DANS L'HÔTE

Les œufs introduits dans l'hôte sont ceux des *Leucostomalina*, *Cylindromyiina*, *Phaniina*, *Allophorina* et *Acaulonina* (v. Chap. VII). Les phénomènes de développement et d'éclosion s'y présentent de manière assez simple, car les questions de l'adhérence de l'œuf à l'hôte et de la pénétration de la larve I ne se posent pas. L'étude de ces œufs offre cependant certaines difficultés que je préciserai tout d'abord.

Les œufs de *Phasiinae* introduits dans l'hôte sont, en principe, étudiables d'après les œufs en place dans les hôtes de la nature ou dans des hôtes infestés *in vitro* et d'après les œufs élevés en chambre humide. Dans les trois cas, les données des auteurs sont à peu près inexistantes et les miennes n'ont encore qu'un caractère préliminaire.

Les œufs de ce type observés en place dans l'hôte sont, jusqu'à présent, très peu nombreux (cf. Chap. VII, Sect. B2).

La dissection à dates échelonnées d'hôtes infestés *in vitro* semble avoir été pratiquée par BERRY (1951 : 338, v. 3 *infra*); je n'ai, personnellement, obtenu la ponte dans l'hôte, au laboratoire, que tout récemment et n'ai pas encore pu me livrer aux recherches que ceci autorise.

J'ai réalisé quelques instellations chirurgicales à l'aide d'œufs d'*Allophorina* obtenus de ♀♀ choquées à l'acétate d'éthyle, mais cette méthode est impraticable sur l'échelle voulue (faible rendement en œufs, dates de fécondation incertaines, hôtes traumatisés, etc).

C'est donc encore l'incubation en chambre humide qui m'a donné le plus de résultats. Je ne l'ai d'ailleurs appliquée qu'aux œufs d'*Allophorina*, relativement courts et robustes, faciles à prélever à l'apex des genitalia saillantes des ♀♀ choquées à l'acétate d'éthyle (1). Vu la transparence et la minceur du chorion dans cette sous-tribu, les observations sont plus aisées que dans le cas des œufs plan-convexes.

1. — CONDITIONS ET ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

a — Conditions du développement

L'œuf se trouve, en principe, dans l'hôte, à l'endroit même où l'a déposé la ♀. Ce point étant assez variable (cf. Chap. VII) et l'introduction expérimentale d'un œuf d'*Allophora hemiptera* dans l'abdomen d'un *Carpocoris pudicus* adulte ne nuisant pas à son éclosion, celle-ci ne paraît guère dépendre de l'emplacement de l'œuf dans l'hôte.

Comme ceux du type précédent, les œufs à chorion mince ne subissent, dans l'hôte ou en chambre humide, aucune modification de forme, ni de taille; je m'en suis assuré en comparant des mesures d'œufs frais pondus et d'œufs plus ou moins incubés (*Allophora hemiptera*) ou trouvés dans l'hôte (*A. hemiptera*, *Allophorella obesa*, *Cylindromyia brassicaria*). Je n'exclus donc pas un certain « tannage »; du reste, à sa sortie des genitalia, l'œuf est opalescent et plus ou moins gluant, tandis qu'en chambre humide et dans l'hôte, le chorion devient assez résistant en dépit de sa minceur, brillant et sec.

Malgré l'absence de crypte respiratoire, l'œuf de ce type se développe parfaitement en chambre humide comme dans l'hôte, ce qui suppose une perméabilité suffisante du chorion aux échanges respiratoires. La présence d'assez d'oxygène respirable dans le milieu intérieur des hôtes ne fait, d'autre

(1) Les œufs allongés des *Cylindromyina* expulsés, sous l'effet de l'acétate d'éthyle, dans les replis ventraux des derniers urites des ♀♀ sont rapidement écrasés; de même lorsqu'ils sont expulsés en présence de l'hôte et, accidentellement, à la surface de celui-ci (cf. Chap. VII, *Neocyptera auriceps*).

part, aucun doute, puisque les larves I et II des *Phasiinae* les plus divers peuvent y vivre longtemps avant leur fixation à une trachée (cf. Chap. IX).

Comme précédemment, le chorion paraît imperméable à l'eau et aux vapeurs d'acétate d'éthyle.

b - Différenciation de la larve

La différenciation de la larve I procède dans le même ordre que chez les *Ectophasiini* : développement des stigmates au pôle postérieur de l'œuf, apparition de l'armature buccale au pôle antérieur, puis sclérisation progressive de cette armature de l'avant vers l'arrière.

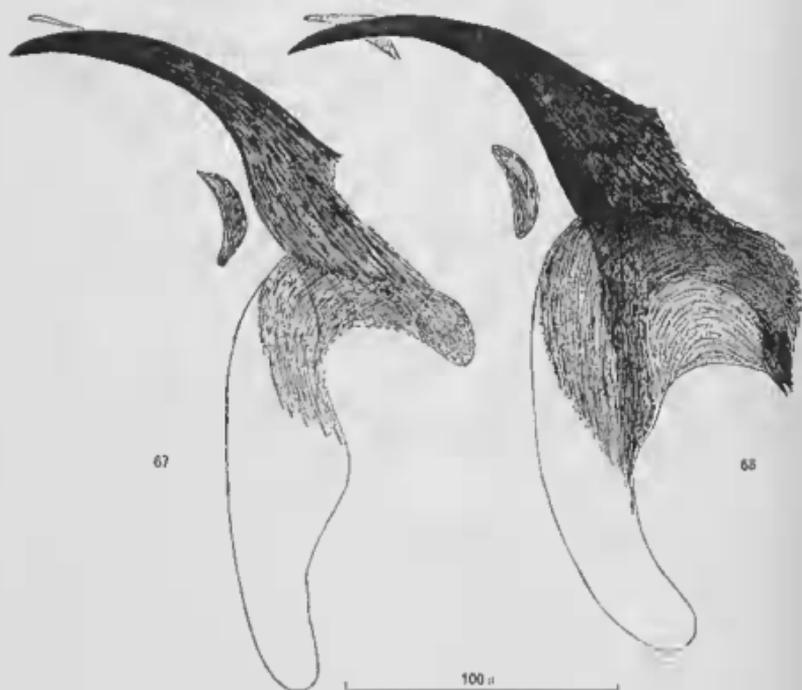


FIG. 67-68. — Sclérisation de l'armature bucco-pharyngienne de la larve I d'*Allophora hemiptera*. Échelle commune - 67 : Chez la larve 2 h. après l'éclosion. - 68 : Chez la larve âgée de 8 jours.

Qu'il s'agisse de son armature buccale ou de ses spinules, la larve ne se trouve pas toujours totalement différenciée au terme de son développement dans l'œuf. Par exemple, de nombreuses larves d'*Allophora hemiptera* obtenues en chambre humide, présentaient, dans les quelques heures suivant l'éclosion, une armature bucco-pharyngienne (fig. 67) très peu sclérisée, notamment quant aux *pars dorsalis* et *ventralis* et à la ligule impaire. Au contraire, chez cinq larves transplantées dès l'éclosion dans

divers hôtes et ayant atteint l'âge de 6 à 8 jours après la ponte, ces deux parties étaient aussi robustement sclérifiées que sur l'exuvie I (fig. 68), et la ligule impaire aussi nette. Les spinules à pointe antérieure des deux derniers segments n'apparaissent qu'après l'éclosion.

J'ai constaté, de même, chez deux larves I de *Phasia subcoleoprata* à l'éclosion, la sclérification incomplète de l'armature bucco-pharyngienne et l'absence à peu près totale des spinules très réfringentes qu'on observe sur la larve qui a atteint quelque développement dans l'hôte.

2. — ÉCLOSION

Aucun retournement de la larve ne précède l'éclosion qui s'effectue directement par le pôle antérieur. C'est du moins ce que j'ai établi chez tous les *Allophorina* étudiés : *Phasia subcoleoprata*, *Allophorella obesa*, *Hyalomyia pusilla*, *H. barbifrons* et *Allophora hemiptera*.

J'ai observé quelques rares retournements dans des œufs d'*A. hemiptera* où la larve est d'ailleurs demeurée prisonnière.

Les larves I issues des œufs introduits dans l'hôte ne possèdent pas de lèvres sclérifiées paires sur le rebord buccal (cf. Chap. II). C'est donc avec la seule pointe de leur *pars labialis* utilisée comme un poinçon, qu'elles perforent le mince chorion de l'œuf. Vu la section circulaire de l'œuf, la tension du chorion et les mouvements de la larve suffisent pour que la déchirure initiale devienne, elle-même, très rapidement circulaire. La larve quitte donc le chorion par une large ouverture, assez laborieusement à l'air, mais très aisément en milieux aqueux. J'ignore ce qu'il en est dans l'hôte, notamment dans les cas d'insertion de l'œuf entre des faisceaux de fibres musculaires. En chambre humide, le chorion se frippe, aidé en cela par les mouvements de la larve; à l'air, il brunit légèrement.

3. — DURÉE DE L'INCUBATION

La méthode d'étude de l'incubation utilisée pour les œufs déposés sur l'hôte pourrait, en principe, s'appliquer aux œufs pondus dans l'hôte; il suffirait d'obtenir des pontes rapprochées en séries dans de nombreux hôtes successifs et de procéder, de quelques heures à quelques jours après, à des dissections échelonnées des hôtes, en fractionnant les séries.

BERRY (1951 : 338), à qui l'on doit la seule information connue sur la durée de l'incubation d'un œuf de *Phasiinae* introduit dans l'hôte, indique que l'œuf d'*Acolona peruviana* « hatches in about 4 days ».

Pour les raisons exposées plus haut, j'ai dû me contenter d'établir, en chambre humide, la durée apparente (de la ponte à l'éclosion) de l'incubation d'œufs obtenus sous choc asphyxique.

Chez *Allophora hemiptera*, j'ai relevé les plus longues incubations suivantes :

- 1) 52 h 30 - 67 h 35 / 67 h 30 - 70 h 30 (6 œufs sur 13 éclos du 12 au 16.V.59).
- 2) 73 h 30 - 75 h 40 / 89 h 45 - 91 h 55 (2 œufs sur 8 éclos du 20 au 23.V.59).

Dans les autres espèces, je ne dispose que de données isolées pour quelques valeurs minimales de la durée d'incubation :

Phasia subcoleoptrata : 47 h 20; *Allophorella obesa* : 71 h 10; *Hyalomyia pusilla* : 48 h 30, *H. barbifrons* : 43 h 50.

Ces résultats, bien que partiels, confirment l'oviparité des espèces étudiées (cf. Chap. VI). Ils montrent, en outre, que l'incubation des œufs de *Phasiinae* introduits dans l'hôte est sensiblement aussi rapide que celle des œufs déposés sur l'hôte.

4. — LES ÉCHECS DU DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF

J'ai recueilli trop peu d'œufs en place dans l'hôte pour pouvoir donner un tableau diagnostique de leur état et chiffrer la nature de leurs échecs. Cependant, il serait erroné de croire que les œufs introduits dans l'hôte subissent moins d'échecs que les œufs déposés sur l'hôte.

Tout d'abord, l'introduction même de l'œuf dans l'hôte ne réussit pas toujours (cf. Chap. VI, cas de *Neocyptera auriceps*).

De plus, on observe, ici également, des œufs non fécondés ou qui ne se développent jamais. Par exemple 4 œufs d'*Allophorella obesa* ont été trouvés morts intacts dans des *Beosus maritimus* de la Région Parisienne en fin novembre et en janvier, soit bien après la date possible de la ponte.

Enfin, la larve I, quoique développée, ne parvient pas toujours à éclore; j'ai constaté ce fait plusieurs fois *in vitro* chez *Allophora hemiptera* et j'ai vu une fois un œuf d'*A. obesa* mort embryonné dans un *Beosus*, 19 jours après la capture de celui-ci en novembre.

Le seul avantage de l'introduction de l'œuf dans l'hôte serait donc, en dernière analyse, d'éviter aux larves I les aléas de la pénétration.

Mais, dans le cas présent, et contrairement au précédent, l'œuf n'échappe ni aux facteurs hostiles du milieu intérieur de l'hôte (certains œufs, emprisonnés dans les muscles, n'éclosent pas), ni à la concurrence des autres *Phasiinae* déjà en place. Trois fois, par exemple, j'ai vu des œufs de *Cylindromyia* et d'*Allophora hemiptera* victimes de larves congénères déjà installées dans l'hôte; la pratique de dissections plus précises devrait permettre de mettre en évidence de nombreux cas similaires.

RÉSUMÉ

Les informations qui précèdent, concernant le développement de l'œuf et l'éclosion, ont été réunies grâce à la technique d'incubation en chambre humide et à l'examen systématique de l'état des œufs trouvés sur hôtes. Ces méthodes n'ayant encore jamais été appliquées, il n'existait pratiquement aucune donnée relative aux questions considérées.

J'ai étudié séparément les œufs pondus sur l'hôte et ceux introduits dans l'hôte. Le développement des uns et des autres présente, cependant, des points communs, notamment la rapidité de l'incubation (de quelques jours à une douzaine au maximum) et la progression de la différenciation de la larve I

(apparition successive des stigmates postérieurs, de l'armature bucco-pharyngienne, des spinules à pointe postérieure et des spinules à pointe antérieure). On notera que la durée intrinsèquement plus ou moins longue de l'incubation selon les espèces pourrait être une adaptation à leur écologie.

Dans le cas des œufs pondus sur l'hôte, un retournement antéro-postérieur de la larve I précède l'éclosion de manière pratiquement constante.

La larve éclot par ses propres moyens, ses « lèvres » lui permettant de perforer, par une usure continue, le chorion ventral de l'œuf et le tégument sous-jacent de l'hôte. La larve I d'*Helomyia lateralis* fait exception et pénètre le plus souvent dans l'hôte à quelque distance de l'œuf, à travers une membrane articulaire.

Après avoir précisé les éléments du diagnostic de l'état des œufs (stériles, vivants, éclos, morts à l'éclosion, etc.) dont près de 90 % demeurent indéfiniment sur l'hôte, j'examine, stade par stade, l'importance des échecs du développement des œufs. Accidentels aux stades initiaux, ces échecs ne deviennent importants qu'à l'éclosion. Ils tiennent alors beaucoup plus à la position individuelle plus ou moins favorable de chaque œuf, qu'aux propriétés générales des téguments des hôtes. Toutefois, le tégument des punaises du genre *Graphosoma* semble constituer une barrière à la pénétration des larves I de plusieurs espèces.

L'étude des taux d'échecs à l'éclosion dans huit espèces mono- ou oligo- ou polyphages montre que ces échecs dépendent beaucoup de la précision variablement satisfaisante du comportement de ponte des ♀♀ eu égard aux exigences mécaniques de l'éclosion. Il peut s'ensuivre, dans la biologie des espèces, de graves contradictions se traduisant, en certains cas (*Gymnosoma carpocoridis*), par 68 % d'échecs à l'éclosion d'œufs en position modale sur hôtes spécifiques. De tels faits méritent de retenir l'attention pour l'étude ultérieure de la valeur sélective, donc de l'évolution, des divers comportements et spécificités parasitaires.

Dans le cas, beaucoup moins étudié, des œufs pondus dans l'hôte, il n'y a pas de retournement de la larve. Celle-ci éclot en perforant le chorion de l'œuf avec l'extrémité de son armature bucco-pharyngienne utilisée comme un poinçon.

Les causes d'échec du développement de ces œufs ne sont évidemment pas les mêmes que dans le cas précédent; elles ne paraissent pas, pour autant, négligeables; en particulier, le milieu intérieur de l'hôte où la présence de parasites simultanés peuvent provoquer la mort d'œufs plus ou moins embryonnés.

CHAPITRE IX

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET NYMPHAL

SOMMAIRE

| | |
|--|-----|
| INTRODUCTION | 268 |
| A - LE DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE TYPIQUE | 269 |
| 1 - La larve au stade I | 270 |
| 2 - La larve au stade II | 274 |
| 3 - La larve au stade III | 279 |
| 4 - Aspects globaux du développement larvaire | 283 |
| B - LES VARIANTES DU DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE | 287 |
| 1 - Parasitisme dans l'hôte en hivernage | 287 |
| 2 - Parasitisme dans l'hôte préimaginal | 293 |
| 3 - Parasitisme dans l'hôte en estivation | 296 |
| C - DÉVELOPPEMENT POST-PARASITAIRE | 299 |
| 1 - Abandon de l'hôte | 299 |
| 2 - Développement nymphal | 304 |
| 3 - Émergence imaginale et imaginalisation. | 307 |
| RÉSUMÉ. | 309 |

INTRODUCTION

Le développement postembryonnaire des *Phasiinae* présente deux phases *physiologiques* distinctes (qui ne correspondent pas tout à fait aux stades morphologiques) :

- une phase larvaire dans l'hôte, seule phase *parasitaire* du développement;
- une phase terminale, *non parasitaire*, d'abandon de l'hôte, de développement nymphal et d'imaginalisation.

La phase proprement parasitaire du développement commence, selon la remarque de HERTING (1960 : 19) sur les Tachinaires en général, au

moment où la larve I pénètre ou éclot dans l'hôte. Elle est achevée dès que la larve III abandonne l'hôte, voire plus tôt, si la larve III passe par une période finale de sarcophagie.

Le seul moyen d'étudier cette phase du développement est la pratique de la dissection d'hôtes aussi nombreux que possible. Dans le cas d'hôtes pris dans la nature, les parasites sont d'âge indéterminable, leur identification peut offrir des difficultés; ces cas autorisent cependant, vu leur nombre et leur variété, de très utiles recoupements. Dans le cas d'hôtes infestés *in vitro*, l'identité et l'âge du parasite sont connus, mais le nombre et la diversité des expériences demeurent limités et les conditions d'élevage risquent de déformer les rapports naturels de l'hôte et du parasite. Il importe donc d'étudier les deux sortes de matériaux.

Dans les publications relatives aux *Phasiinae*, les seuls cas expérimentaux mentionnés sont dus à BEARD (1940) et les seuls résultats de dissections utilisables sont ceux de DUFOR (1827), KÜNCKEL (1879), NIELSEN (1909, 1916), FRANÇA (1920), WORTHLEY (1924), KHLEBNIKOVA (1927), BEARD (1940), OTTEN (1943), FEDOTOV (1947), BERRY (1951), VIKTOROV (1960) et moi-même dans mes diverses Contributions.

Les données correspondantes intéressent un point ou un autre de la biologie de la larve ou de l'état de l'hôte, mais aucun auteur n'a su tirer de ses dissections toutes les informations utiles. Par souci d'objectivité, je citerai, ci-après, les bribes de renseignements dues aux divers observateurs, mais, en fait, les seules données sur lesquelles j'ai pu m'appuyer vraiment résultent de mes propres dissections.

Les modalités les moins mal connues du développement larvaire des *Phasiinae* ont été observées chez les hôtes imagos en activité; je les étudie, en Sect. A, sous le nom de développement parasitaire « typique ».

Le développement dans l'hôte imago en hivernage ou en estivation et dans les hôtes préimaginaux durant la belle saison constituent des variantes extrêmement intéressantes auxquelles je consacrerai une section particulière.

La phase terminale du développement, de l'abandon de l'hôte à l'imaginalisation, présente des caractères plus banals et sera examinée dans une dernière section.

A — LE DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE TYPIQUE

J'entends par développement parasitaire « typique », c'est-à-dire le mieux connu, celui qu'on observe le plus fréquemment, à savoir, durant la belle saison, chez les hôtes imagos.

Pour son étude, qui doit être chronologique, les points de repère peuvent être choisis en fonction du mode de nutrition, de la position dans l'hôte ou des trois stades morphologiques de la larve.

Les phases successives d'alimentation (plasmophagie, hémostéatophagie et hémo-stéato-sarcophagie; PANTEL 1910 : 111, THOMPSON 1923 b : 139) ne coïncident pas avec les stades morphologiques et ne sont d'ailleurs pas assez évidentes pour servir de guide chronologique. La liberté ou la fixation des larves I et II dans l'hôte semblent trop contingentes pour être retenues à ce titre.

Le seul critère objectif, et d'utilisation aisée⁽¹⁾, est la considération des stades morphologiques I, II et III. J'ordonnerai donc mes observations en fonction de ces stades, en étudiant, autant que possible, l'individualisation morphologique, le comportement et la physiologie de la larve, et, de plus, la durée même du stade.

1. — LA LARVE AU STADE I

a — Les phases du comportement

Qu'elles proviennent d'un œuf injecté dans l'hôte ou pondu sur lui, les larves I de *Phasiinae*, une fois l'éclosion réalisée, présentent une phase de libération, puis une phase de vie libre dans la cavité générale de l'Hémiptère et, enfin, une phase de localisation, et éventuellement de fixation, dans son thorax.

1^o PHASE DE LIBÉRATION. Mises à part celles qui, du fait de la position de l'œuf (par ex. *Cystogaster globosa*), éclosent directement dans l'abdomen des punaises, les larves I de *Phasiinae* ne demeurent pas dans l'hôte au point de pénétration ou d'éclosion. Au prix d'un trajet plus ou moins long et difficile, elles gagnent, le plus souvent, la cavité générale de l'abdomen.

L'exemple classique chez les Tachinaires (PANTEL 1910 : 43) est celui, à vrai dire assez rare, des larves I issues d'œufs pondus sur les pattes de l'hôte et qui parviennent néanmoins à gagner la cavité générale. Sa réalité chez les *Phasiinae* a été observée par HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 21) chez *Bogosiella fasciata* et par moi-même chez *Subclytia rotundiventris*.

Un autre type de trajet long est celui qu'accomplissent régulièrement les larves I de *Gymnosoma carpocoridis* qui, pénétrant par l'apex de la barre médiane du scutellum de l'hôte, remontent antérieurement dans celle-ci puis passent entre les masses musculaires du thorax avant de se retrouver libres dans l'abdomen.

Les larves ordinairement dispensées de semblables voyages demeurent néanmoins capables de les accomplir, telle une larve I d'*Ectophasia rostrata* qui avait pénétré avec succès dans l'hôte expérimental *Ceresa bubalus* (*Homoptera, Membracidae*) par l'apex de la face inférieure du pronotum.

Comme exemple de trajet difficile, je puis citer celui des larves I d'*Ectophasia rostrata* qui, perforant le scutum II de l'hôte, doivent, pour gagner la cavité générale, s'insinuer entre les fibres musculaires serrées perpendiculaires à ce selérite.

Les larves qui se trouvent à l'éclosion dans le thorax de l'hôte présentent, également, cette phase initiale de libération dans l'abdomen, apparemment inutile, puisqu'elles reviendront ultérieurement se fixer dans le thorax. Quoiqu'il en soit, j'ai souvent observé dans l'abdomen de divers hôtes des

⁽¹⁾ La plupart des observateurs des *Phasiinae* n'ont pas su le mettre à profit. Seuls BEARD (1940), FEDOTOV (1947), BERRY (1951) et VIKTOROV (1960 a) ont pris soin — et dans certains cas seulement — de préciser le stade des larves parasites étudiées.

jeunes larves I issues d'œufs introduits dans le thorax (*Allophorina*) ou déposés sur le scutum II (*Ectophasia rostrata*) ou sur la base du scutellum (*Gymnosoma clavata*).

2^o PHASE DE VIE LIBRE DANS L'HÔTE — La phase de vie libre dans la cavité générale de l'hôte est de règle lorsque la larve demeure au stade I dans l'hôte préimaginal ou en hivernage (v. Sect. B).

Chez l'hôte imago en activité, elle a été observée par BEARD (1940 : 632) dans le cas des larves I de *Trichopoda pennipes* et par FEDOTOV (1947 : 53) dans le cas d'*Helomyia lateralis* et de *Phasia subcoleoprata*. Je l'ai notée chez toutes les espèces que j'ai pu étudier avec quelques détails : *Ectophasiina* et *Gymnosomatina* divers, *Neocyptera auriceps*, *Leucostomatina* parasites de *Rhopalidae*...

Dans un très grand nombre de cas, la position des exuvies (pour la plupart rejetées dans le thorax de l'hôte, voire même sur le siphon) indique que les larves gagnent le thorax avant la fin du stade I. Celui-ci étant généralement court (v. *infra*), la phase de vie libre dans l'hôte est évidemment très brève. J'ai, effectivement, pu vérifier, par des dissections échelonnées d'hôtes infestés par des œufs d'âge connu, que, chez *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*, par exemple, elle n'excède guère 24 heures.

3^o LOCALISATION DÉFINITIVE ET FIXATION ÉVENTUELLE — Vers la fin du stade I, les larves de *Phasiinae* ayant infesté des hôtes imagos se localisent, dans leur écrasante majorité et définitivement, dans le thorax de l'hôte. C'est en cette position que, fixées ou non à une trachée ou à un sac aérien de l'hôte, elles subiront leur première mue.

Exceptionnellement, certaines larves muent avant la migration, mais elles s'établiront ultérieurement, très vite, dans le thorax. Les quelques larves qui, dans des cas expérimentaux, se localisent définitivement en dehors du thorax (tête, pattes, extrémité de l'abdomen) meurent très rapidement et je ne connais que deux cas de siphons abdominaux. Ce point est important, car les *Phasiinae* représentent, pratiquement, les seules Tachinaires qui suscitent la formation d'un siphon trachéen dans le thorax de l'hôte.

Les détails de ces faits sont examinés en 2, ci-après, et j'étudie la nature du siphon au Chap. X.

b — Durée du stade I

La méthode la plus sûre pour établir la durée du stade I consiste en dissections échelonnées dans le temps, d'hôtes dont la date d'infestation soit connue.

C'est vraisemblablement par ce genre d'observations directes que l'on a pu fixer la durée du stade I à 2 jours chez *Trichopoda pennipes* (BEARD 1940 : 633), à 4 jours chez *Acaulona peruviana* (BERRY 1951 : 339) et à « approximativement 1-2 jours » chez *Chryseria heluo* (VIKTOROV 1960 a : 104).

J'ai personnellement réussi, *in vitro*, l'infestation de 303 hôtes par des larves de diverses espèces et toujours très soigneusement noté le stade, l'âge et l'état de ces larves au moment des dissections.

Ceci m'a permis de mettre en évidence, pour les espèces où le matériel fut assez abondant, un âge au delà duquel il n'existe plus de larves I vivantes et un âge en deçà duquel on n'observe pas encore de larves II, vivantes ou mortes.

Le passage au stade II — que j'ai constaté directement plusieurs fois — ne s'effectue évidemment pas rigoureusement au même âge pour toutes les larves d'une espèce : certaines larves I sont plus âgées que certaines larves II et des larves en mue s'observent dans une même espèce à des âges différents (6 et 14 jours chez *Ectophasia rostrata*, par exemple). Mais, étant donné le caractère exploratoire de mes recherches, je n'ai pas, non plus que les auteurs cités, cherché à contrôler les circonstances extérieures qui

TABLEAU J
DURÉE APPROXIMATIVE EN JOURS DU STADE I
CHEZ DIVERS *ECTOPHASIINI*

| ESPÈCES | AGE (COMPTÉ DEPUIS LA PONTE) | | AGE A L'ÉCLOSION | DURÉE DU STADE I |
|-------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|------------------------|------------------------|
| | plus vieilles larves I | plus jeunes larves II | | |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> . . . | 9 | 13 | 4-6 | 5-7 |
| <i>Ectophasia rostrata</i> . . . | 6-14 | 5-14 | 3-6 | 2-8 |
| <i>Ectophasia rubra</i> | 12-18 | 12 | 5-10 | 7-8 |
| <i>Cystogaster globosa</i> . . . | ? | 6-9 | 2-4 | 4-5 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> . . . | 7-9 | 9 | 3-4 | 4-5 |
| <i>Gymnosoma carporidis</i> . | 9 | 11 | 3-4 | 6-7 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> . | 6-12 | 6-11 | 3-4 | 3-8 |

accélèrent ou freinent ce passage. J'estime, néanmoins, que les données obtenues présentent une certaine valeur indicative. Elles figurent dans le Tabl. J, où la durée du stade I représente la différence entre l'âge du passage au stade II et celui de l'éclosion (cf. Chap. VIII). Elles correspondent à des élevages à la température du laboratoire en été, ou dans une enceinte chauffée à 20-22° en hiver. Les hôtes sont normaux (*Dolycoris*) ou expérimentaux (*Dysdercus*, *Ceresa*), mais ceci est sans effet sur la durée du stade I, les résultats pour une espèce étant homogènes, quel que soit l'hôte.

Ces données montrent que chez les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina* étudiés, la durée du stade I est très souvent de 4 à 6 jours et peut, exceptionnellement, s'abaisser à deux jours ou se prolonger au maximum à huit.

Ceci s'accorde — aux différences près de conditions extérieures et de méthode — avec les données des auteurs et permet de qualifier de *court* le stade I d'un bon nombre de *Phasiinae*.

Il existe cependant certains *Phasiinae* à stade I indubitablement plus long. Tel est le cas de *Neocyptera auriceps*, seule autre espèce que j'ai pu étudier expérimentalement. Quatre imagos d'*Aelia acuminata* infestés *in vitro* par cette mouche au début de septembre renfermaient encore une larve I vivante de 16 à 22 jours après l'infestation. Par ailleurs, deux hôtes de la même mouche, récoltés déjà infestés dans la nature, les 4 et 5 septembre, renfermaient encore des larves I après 36 jours de captivité (1).

c — Signification physiologique du stade I

Pour VIKTOROV (1960 a: 104), la larve de *Chryseria helluo* « remplit uniquement, au stade I, la fonction de pénétration dans l'hôte ».

Cette opinion d'un rôle purement mécanique de la larve I n'est soutenable que dans les cas individuels de stades I extrêmement courts. Mais, dans la plupart des cas et dans toutes les espèces, la larve I, même si ses exigences sont faibles, a besoin de l'hôte, où elle respire, se différencie, se nourrit et s'accroît, pouvant y vivre longtemps et y déclencher diverses réactions. Aucun de ces points ne peut être éludé.

La simple survie de la larve exige sa présence dans l'hôte : même les plus actives des larves I ne survivent jamais plus de 2-3 jours en chambre humide, dans les meilleures conditions de température et d'humidité.

Quant à la respiration, l'on peut supposer que la larve fixée vers la fin du stade I au système trachéen de l'hôte respire l'air en nature. Il n'est pas sûr, par contre, que les larves I (et même II) libres souvent un assez long temps dans l'hôte respirent aux dépens de son « body fluid » comme l'admet BEARD (1940 : 638). Ayant observé de nombreuses larves I expérimentales logées — mais non fixées — dans le lacis de trachées du dos du thorax de différents hôtes, j'admettrais volontiers que cette localisation corresponde à un besoin d'air *en nature* dont l'apport se ferait par diffusion. Une telle exigence pourrait entraîner la rapide migration des larves I vers le thorax.

(1) La durée du stade I pourrait être établie d'après les fréquences relatives des différents stades de développement dans les hôtes de la nature. Cette méthode exigerait un matériel considérable de larves de *Phasiinae* extraites — sans différer les dissections — d'hôtes de même espèce récoltés en lots importants, à des dates rapprochées, en toutes saisons et dans une même station. Il faudrait, en outre, introduire des corrections tenant compte de la mortalité aux divers stades, du parasitisme simultané et des facteurs d'inhibition du développement (hôtes préimaginaux; hivernage).

Cette méthode n'est pas applicable à l'ensemble de mon matériel. J'indiquerai simplement que, parmi les larves de *Phasiinae* vivantes extraites des hôtes imagos en activité, j'ai observé le stade I plus rarement que les stades II et III, ce qui confirme *en dehors de l'hivernage et du parasitisme chez les hôtes préimaginaux, le stade I est court chez la plupart des PHASIIINAE.*

La valeur potentielle de la méthode peut cependant être mise en évidence dans le cas particulier de *Neocyptera auriceps*. J'ai, en effet, récolté, chez des imagos d'*Aelia acuminata* et d'*Eurydema oleracea* en activité, 33 larves I et 16 larves II vivantes de cette espèce; un tel rapport de fréquence est inhabituel et confirme la longue durée du stade I de *N. auriceps* établie par l'observation directe.

La larve I subit dans l'hôte une croissance indéniable (BEARD 1940 : 628) qui s'accompagne, dans certains cas, d'un achèvement de la différenciation morphologique (v. Chap. II et VIII). Cette croissance m'a davantage paru un grandissement qu'une édification de tissus nouveaux, car les larves I ne présentent guère de corps gras et demeurent, le plus souvent, extrêmement hyalines.

Je puis néanmoins affirmer qu'elles s'alimentent. Sans avoir relevé systématiquement tous les cas, j'ai plusieurs fois constaté que des larves I, dans des hôtes naturels ou expérimentaux, présentent un tube digestif de la couleur de l'hémolymphe de l'hôte (*Ectophasia rostrata* chez *Piezodorus lituratus*, *Cylindromyia* sp. chez *Holcostethus vernalis*, *Gymnosoma dolycoridis* et *G. carporcoridis* chez *Dysdercus* sp., *Allophora hemiptera* chez *Dolycoris baccarum* et *Carpocoris pudicus*). Lorsque l'hémolymphe de l'hôte est plus ou moins incolore, le tube digestif des larves est jaune ambré clair. Les mêmes faits s'observent chez des larves II avant que leur armature buccale soit totalement sclérifiée.

S'il est donc certain que la larve I peut s'alimenter dans l'hôte, il est manifeste qu'elle ne commet aucun dégât privatoire décelable, ni dans le corps gras, ni dans aucun viscère. Elle serait donc plasmophage ou hématophage.

Pour l'ensemble de ces raisons, et compte tenu de son comportement compliqué dans l'hôte, le stade I, quelque courte que puisse être sa durée, doit être considéré comme un stade d'importance parasitaire réelle et non comme un simple stade de transition.

2. — LA LARVE AU STADE II

a — Passage du stade I au stade II

1° CONDITIONS DE LA MUE — Le passage des larves de *Phasiinae* du stade I au stade II se produit en des circonstances fort diverses.

On peut l'observer chez des hôtes préimaginaux (du moins en ce qui concerne les *Ectophasiini* et *Trichopoda pennipes*) mais non chez les hôtes en hivernage (v. Sect. B).

Chez les hôtes imaginaux en activité, la mue correspondante semble indépendante de la localisation de la larve, aussi bien que de la formation éventuelle du siphon respiratoire.

J'ai, en effet, observé chez les hôtes naturels, les trois modalités suivantes :

a) La mue intervient alors que la larve I est encore libre dans l'hôte et évidemment avant la formation du siphon; l'exuvie I se retrouve dans l'abdomen de l'hôte. Ce cas, très général chez les hôtes infestés aux stades préimaginaux (v. Sect. B), ne s'observe que très rarement chez les hôtes dont on peut affirmer (du fait de la présence de l'œuf parasite) qu'ils ont été infestés au stade imago; je ne l'ai constaté que chez quelques larves isolées de *Clytiomyia continua* (3 cas), *Chryseria helluo* (2 cas), *Clytiophasia dalmatica*, *Helomyia lateralis*, *Ectophasia rostrata*, *Gymnosoma clavata* et *G. dolycoridis* (1 cas pour chaque espèce).

β) La mue se produit *après* la localisation de la larve I dans le thorax de l'hôte, mais *avant* la formation du siphon; l'exuvie I se retrouve dans le thorax de l'hôte assez loin du siphon. Cette modalité est celle de la majorité des individus au stade I de *Brumptalophora aurigera*, *Allophora hemiptera*, *Helomyia lateralis* et *Chryseria helluo*; chez les espèces citées en γ elle ne s'observe que dans une faible proportion des larves.

Ces faits indiquent que le stade auquel intervient la fixation n'est pas une caractéristique spécifique. Chez *Chryseria helluo*, par exemple, la fixation préexuviale existe indubitablement (observations personnelles), mais l'exuvie I se trouve fréquemment dans le thorax de l'hôte, à quelque distance du siphon, ce qui vérifie la fixation au stade II mentionnée par VIKTOROV (1960 a : 104) dans cette espèce.

La capacité de la larve II de se fixer aux trachées de l'hôte, sinon d'induire la formation du siphon, avait été démontrée expérimentalement par BEARD (1940 : 639).

γ) La mue, ou tout au moins sa phase terminale de rejet de l'armature buccale, se produit *après* la localisation de la larve dans le thorax de l'hôte et *après* l'induction du siphon (par la larve I même ou par l'extrémité postérieure déjà exuviee de la larve II); l'armature bucco-pharyngienne du stade I se retrouve alors tout contre le siphon, voire emprisonnée dans sa paroi, plus ou moins près de la base.

Une telle fixation avant le rejet de l'armature buccale I est mentionnée par BEARD (1940 : 632, 638) et par FEDOTOV (1947 : 53). Mes dissections m'ont permis de constater que cette modalité est suivie par la minorité des larves des espèces citées en β, par la majorité des larves d'*Allophorella obesa*, *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, *Gymnosoma deserlorum*, *G. dotycoridis* et *G. carpocoridis* et par les larves de *Cylindromyia s. str.* dont on peut affirmer, vu la présence d'une cicatrice sur le tégument de l'hôte, qu'elles ont infesté une punaise adulte.

Chez les espèces que je n'ai pu citer ici, faute d'assez de matériaux concernant l'exuvie I, il est fréquent d'observer des individus qui muent les uns avant, les autres après la formation du siphon (*Cystogaster globosa*, *Gymnosoma clavata*, etc.).

Les trois modalités de mue se retrouvent chez les hôtes expérimentaux. Lorsque les parasites induisent la formation d'un siphon (par exemple *Ectophasia rostrata* chez *Ceresa bubalus*), les exuvies ont, en moyenne, les mêmes positions que chez les hôtes naturels. Si le siphon ne se forme pas (*Gymnosoma clavata* et *G. carpocoridis* chez les *Dysdercus*) la modalité β - rejet de l'exuvie dans le thorax - prévaut évidemment.

En définitive, étant donné que de nombreuses espèces, sinon toutes, peuvent muer selon les trois modalités précitées, et ce, chez un hôte spécifique ou non, il faut admettre que le phénomène du passage au stade II est indépendant des incidents de la vie parasitaire. La quasi-simultanéité de la mue, de la localisation et de la fixation ne serait qu'une coïncidence non obligatoire; les faibles exigences physiologiques du stade I se trouvent ainsi confirmées par la facilité avec laquelle, hormis le cas de l'hivernage, se produit le passage au stade II.

2^o MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES CORNÉLATIVES DE LA MUE - Les différences morphologiques entre les larves aux stades I et II sont profondes et ont été précisées au Chap. II.

J'examinerai rapidement ici comment s'opère la transition. Les faits ne sont que très rarement saisis par l'observation directe, ce qui indique que la période d'édification des structures caractéristiques de la larve II est extrêmement brève (probablement de l'ordre de quelques heures).

A en juger par les rares larves dans lesquelles j'ai trouvé superposés des éléments morphologiques des deux stades, et par quelques larves II très jeunes, le processus est le suivant :

Avant la mue, se différencient, sous le tégument de la larve I, d'abord les stigmates postérieurs du stade II et ensuite, l'armature bucco-pharyngienne qui se sclérifie progressivement d'avant en arrière. L'ordre et le sens de différenciation des parties de la larve II sont donc les mêmes que dans le cas de la larve I.

La mue proprement dite s'effectue très souvent en deux temps : rejet des stigmates postérieurs du stade I (qui peuvent rester dans le siphon, lorsque celui-ci est déjà formé) et, ultérieurement, rejet de la partie antérieure du tégument, y compris l'armature bucco-pharyngienne⁽¹⁾. Celle-ci se retrouve à l'extérieur du siphon, contre lui ou incorporée à sa paroi externe. La larve I ayant déjà formé un siphon n'a donc pas à l'abandonner au moment de la mue.

L'exuviation en deux temps et le retard de la différenciation de l'armature buccale sur celle des stigmates entraînent la possibilité d'observer des larves possédant, à côté de stigmates II, une armature buccale I, accompagnée des linéaments de crochets buccaux II.

La sclérisation des stigmates postérieurs est terminée au moment du rejet du tégument I; celle de l'appareil bucco-pharyngien semble un peu plus longue, sans toutefois excéder quelques heures, car il est très rare d'observer une larve II dont l'appareil buccal soit moins sclérisé qu'il n'est normal dans son espèce.

b - Localisation et comportement de la larve II

Contrairement à la larve I, et à la différence de ce qu'on observe dans les hôtes préimaginaux (v. Sect. B), les larves II de *Phasiinae* ne sont que très rarement libres dans l'hôte imago.

Avant même d'avoir mué et provoqué la formation du siphon, les larves se trouvent, en effet, dans leur écrasante majorité, définitivement localisées dans le thorax de l'hôte - normal ou expérimental.

Le siphon sera donc inséré dans le thorax et la larve, durant tout le stade II et tout le stade III, quelque volume qu'elle occupe dans l'abdomen de l'hôte, sera toujours en position inverse dans la punaise et reliée à son thorax.

La localisation thoracique de la larve II est à ce point générale chez les *Phasiinae*, qu'elle s'observe encore chez les larves de *Gymnosoma* survivant, sans y induire de siphon, dans le lacis trachéen sous le scutum II des imagos de *Dysdercus*.

(¹) Aux dires très sommaires de HAWBOLDT (1947 : 96), chez l'Exoristine *Bessa selecta* (Meigen), cette mue et la suivante s'effectueraient dans l'ordre inverse.

La mue dans l'abdomen de l'hôte (v. *supra*) n'entraîne qu'une exception temporaire, car, si les exuvies I se trouvent effectivement dans l'abdomen de l'hôte, les larves elles-mêmes s'établissent normalement dans son thorax.

Je n'ai observé que deux exceptions définitives – et d'ailleurs expérimentales – résultant d'une fixation en un point aberrant (larve II d'*Ectophasia rostrata* vivante en position directe au bout d'un siphon inséré à l'extrémité de l'abdomen d'un *Ceresa bubalus*; larve II de *Cystogaster globosa* vivante au bout d'un court siphon inséré sous les tergites abdominaux II-III d'un imago de *Dysdercus capensis* infesté au stade V).

La localisation thoracique des larves II est celle des larves vivantes. Les cadavres des larves II tuées par un parasite simultané peuvent, en effet, s'observer dans l'abdomen aussi bien que dans le thorax de l'hôte; cependant, si ces larves, avant de périr, avaient formé un siphon, celui-ci se retrouve toujours dans le thorax de l'hôte.

La localisation fine des larves dans le thorax de l'hôte est initialement assez variable. Elle peut être médiane chez les larves qui ne parviennent pas à induire de siphon (*Gymnosoma* chez *Dysdercus*). Dans les autres cas, seule l'extrémité antérieure de la larve est médiane ou submédiane et s'observe, au-dessus ou au-dessous du tube digestif, entre les deux masses principales des muscles thoraciques. L'extrémité postérieure, celle qui induit la formation du siphon, est, selon les cas, plus ou moins dorsale ou ventrale, antérieure ou postérieure.

Aux positions dorso-antérieures correspondent des siphons greffés sur les trachées sous le scutum II et, aux positions dorso-postérieures, des siphons insérés sur les sacs aériens sous la base du scutellum. Les positions ventrales sont plus fréquentes et ont pour conséquence des siphons fixés antérieurement aux trachées mésothoraciques et postérieurement aux trachées métathoraciques.

Cependant, au fur et à mesure de sa croissance, la larve prend une position de plus en plus médiane et postérieure; le siphon s'allonge, restant droit dans le cas d'insertions dorsales ou antérieures et se recourbant autour du pilier du phragme métathoracique dans le cas d'une insertion ventro-postérieure.

Finalement, les larves II un peu âgées se présentent toutes de la même manière, en position *inverse* dans l'hôte (cf. Contr. III : 204), l'extrémité postérieure emprisonnée dans le siphon, l'extrémité antérieure libre et saillante à peu près médianement à la limite thoraco-abdominale ou dans l'abdomen de la punaise, au-dessus ou au-dessous du tube digestif.

A la dissection, l'extrémité antérieure des larves se montre extrêmement mobile; il en est certainement de même dans l'hôte intact, puisque l'on retrouve fréquemment l'exuvie II du côté de l'hôte opposé à celui où s'insère le siphon.

La larve II trouve aisément place entre les viscères de l'hôte sans les léser ni, apparemment, les comprimer beaucoup.

c - Durée du stade II

La prolongation du stade II pendant des semaines ou des mois est de règle lorsque la larve se trouve à ce stade dans un hôte préimaginal ou en hivernage (v. Sect. B) ou, pour certains *Phasiinae* oligophages, dans un hôte non convenable (v. Chap. XII).

Chez un hôte approprié, au stade imago et en activité, la durée de ce stade est beaucoup plus courte. C'est ce qu'indiquent les durées totales du développement larvaire (v. 4 *infra*) et, également, les quelques évaluations existantes de la durée même du stade. Cette durée serait de 4 jours chez *Trichopoda pennipes* (BEARD 1940 : 633) et de 10 jours chez *Chrysaria helleo* (VIKTOROV 1960 a : 104).

J'ai personnellement obtenu le stade III d'*Ectophasia rostrata* 13 jours après la ponte, ce qui, compte tenu des délais minima du développement de l'œuf et de la larve I, représente pour le stade II une durée d'environ 7 jours.

De toute évidence d'ailleurs, la durée du stade II dépend beaucoup des circonstances extérieures.

A en juger, *grosso-modo*, par la fréquence relative des stades larvaires, le stade II est assurément plus long que le stade I chez les *Ectophasiina* et *Gymnosomatina*. Dans les autres sous-tribus, mes matériaux ne sont ni assez abondants ni assez homogènes pour me permettre de conclure. Je crois toutefois que, dans certains cas (v. *supra*, *Neocyptera auriceps*), le stade II pourrait être plus court que le stade I.

d - Physiologie de la larve au stade II

Ainsi que l'ont noté BEARD (1940 : 630) et VIKTOROV (1960 a : 100), la larve des *Phasiinae* présente au stade II une croissance importante. D'après mes observations, celle-ci s'accompagne d'une accumulation de tissu adipeux, très sensible lorsqu'on compare, par exemple chez les *Cylindromyia*, de jeunes larves II hyalines, filiformes et ne renfermant que fort peu de lobules graisseux à des larves âgées du même stade, très turgescentes, beaucoup plus opaques et extrêmement riches en corps gras.

Pour surprenant qu'il paraisse, la larve II n'opère, pour s'alimenter à proportion de cette croissance, aucun prélèvement ni dans les viscères, ni même dans le corps gras des punaises. BEARD (1940 : 646) s'en est assuré par des dosages des graisses de l'hôte et FEDOTOV (1947 : 57-58) par l'étude anatomique. Mes dissections me permettent de confirmer qu'en aucun cas des larves II de *Phasiinae* ne commettent de dégâts sarcophages et que le corps gras de leurs hôtes ne diffère pas significativement de celui des Hétéroptère témoins.

Comme la larve I, la larve II est donc plasmophage ou, au plus, hémato-phage, c'est-à-dire capable d'ingérer les éléments figurés de l'hémolymphe de l'hôte. La plasmophagie est démontrée par la coloration du tube digestif des larves II, coloration verte, rouge, ou, au moins, jaune ambrée qui rappelle, comme au stade I, celle de l'hémolymphe de l'hôte. La capacité d'ingestion - ou d'aspiration d'un courant fluide - est démontrée par une douzaine de cas d'exuvies I de *Cylindromyia* retrouvées dans l'intestin de la larve II.

La larve II ne diffère donc de la larve I, sous le rapport de la nutrition, que par le volume d'hémolymphe prélevé. Cette constatation rend compte de l'équivalence des stades I et II en ce qui concerne l'hivernage et la vie dans les hôtes préimaginaux (v. Sect. B). Elle permet, en outre, de comprendre qu'un Hétéroptère parasité puisse supporter l'hivernage, ses réserves étant intactes, et que certains hôtes puissent survivre au départ d'une larve III.

L'appréciation du volume d'hémolymphe prélevé par le parasite reste à faire. FEDOTOV (1947 : 57) indique simplement : « le compte exact de la quantité d'hémolymphe chez les punaises parasitées n'a pas été effectué, mais au cours des dissections, une évaluation au jugé montre que cette quantité est moindre chez ces punaises que chez les indemnes ».

BEARD (1940 : 648-649) s'est soucié, non point de la quantité d'hémolymphe prélevée, mais « to determine whether or not the presence of *Tri-chopoda pennipes* affected the total blood cell count ». Il admet que les *Anasa tristis* hôtes de larves II et III présentent plus de cellules sanguines par mm³ d'hémolymphe que les *Anasa* indemnes ou hôtes d'une larve I. Ce point, qui indiquerait une caryocinétose, au sens de PAILLOT (1919), requiert confirmation car, d'après les chiffres même de BEARD, l'amplitude des variations individuelles de l'hémolymphe chez les *Anasa* indemnes et parasités est considérable. En outre, sa signification éventuelle ne pourra être établie tant que l'on ne connaîtra pas mieux, quant aux Hétéroptères, les modifications très complexes que subissent la quantité et la composition de l'hémolymphe des insectes (cf. LARTCHENKO 1956).

Du point de vue de la respiration, la larve II se trouve dans de tout autres conditions que la larve I, car elle est généralement appendue à l'extrémité d'un siphon plein d'air (!) en communication avec les trachées de l'hôte.

Sans doute, certaines larves II survivent-elles dans l'hôte sans y induire la formation du siphon (larves II dans l'hôte préimaginal, v. Sect. B; larves II dans un hôte non spécifique, v. Chap. XII, Sect. C2). Elles n'y réalisent cependant jamais de croissance importante et demeurent petites, hyalines et dépourvues de corps gras, sans pouvoir passer au stade III. La respiration directe de l'air en nature semble donc indispensable à la croissance de la larve.

Des mesures sur la consommation d'oxygène des hôtes indemnes et parasités et des larves extraites de l'hôte n'ont permis à BEARD (1940 : 647-648) aucune conclusion sur ce point. Je ne m'en étonne guère, car, aussi longtemps que l'on ignorera le métabolisme respiratoire des deux sexes des hôtes en leurs différents états physiologiques (hivernage, gravité, etc.) et le métabolisme des divers organes, aucune mesure ne pourra être interprétée plus correctement que les données des observations plus sommaires.

Le rejet de produits d'excrétion dans l'hôte par les larves II de *Phasiinae* n'est pas à envisager. L'anus, plus ou moins emprisonné dans le siphon ne semble pas fonctionnel et les tubes de Malpighi ne paraissent accumuler qu'une quantité limitée de produits réfringents. La fonction de la vésicule anale des larves II des *Cylindromyina* m'est totalement inconnue; cette vésicule s'accroît considérablement du début à la fin du stade II.

3. — LA LARVE AU STADE III

a — Passage du stade II au stade III

1^o CONDITIONS DE LA MUE — Contrairement à la mue précédente, la mue du stade II au stade III ne se produit ni chez des hôtes préimaginaux (v. Sect. B) ni chez des hôtes non spécifiques (v. Chap. XII). Elle n'intervient

que si la larve est fixée par un siphon dans le thorax de l'hôte et a pu développer ses réserves grasses.

Ceci implique que le stade II a des exigences parasitaires élevées, de sorte que la réussite de la mue du stade II au stade III pourra constituer un critère d'adaptation du parasite à l'hôte.

2° MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES CORRÉLATIVES DE LA MUE — Les différences morphologiques entre les stades II et III sont surtout des différences de dimensions en ce qui concerne l'armature bucco-pharyngienne, mais il s'agit, quant aux stigmates d'une transformation profonde.

L'unique chambre feutrée à deux orifices simples et dépourvue de manchon externe de la larve II est remplacée par une vaste chambre trifurquée à l'apex, ouverte par trois fentes respiratoires plus ou moins compliquées et entourée d'un manchon externe extrêmement robuste.

Le passage du stade II au stade III est aussi rarement saisi par l'observation directe que la mue précédente, ce qui implique des processus aussi rapides.

Les faits sont d'ailleurs très comparables. Au stade III, comme aux stades I et II, la différenciation commence par les stigmates postérieurs, et l'armature buccale, qui n'apparaît qu'ensuite, se sclérifie de l'avant vers l'arrière.

Le rejet progressif de l'exuvie commence par l'extrémité postérieure; le tégument du stade II qui se sépare de la larve III est peu à peu repoussé vers l'avant de celle-ci, qui n'abandonne pas son siphon. L'exuvie II n'est jamais encapsulée par les hémocytes de l'hôte. On la retrouve frippée vers l'extrémité postérieure de l'abdomen de la punaise, tantôt entière, tantôt fragmentée, les stigmates postérieurs ayant été rejetés dans le siphon.

La sclérisation de la larve III qui vient de muer est banale et rapide quant à l'armature bucco-pharyngienne. En ce qui concerne les stigmates postérieurs, les trois parties apicales de la chambre feutrée sont largement écartées au moment de la mue et le manchon péristigmatique n'est absolument pas sclérifié. Le rapprochement des chambres terminales et des fentes respiratoires, la sclérisation et l'ornementation des parois des manchons stigmatiques interviennent progressivement après la mue.

b - Durée du stade III

Il ne semble pas que le stade III puisse se prolonger très longtemps; en particulier, ce n'est pas un stade d'hivernage (v. Sect. B). Sa durée a été évaluée à 5 jours en moyenne chez *Trichopoda pennipes* (BEARD 1940 : 633) et à 7-8 jours chez *Chryseria helluo* (VIKTOROV 1960 a : 104).

J'ai personnellement obtenu des larves d'*Ectophasia rostrata* abandonnant l'hôte de 21 à 32 jours après la ponte, ce qui, compte tenu de l'âge auquel fut observée la deuxième mue, représenterait, pour le stade III, une durée de 8 jours.

A la vérité, mes chiffres comme ceux des auteurs, pour ce stade comme pour les précédents, ont surtout une valeur indicative. Ils ne sont pas comparables, faute d'avoir été établis dans des conditions bien définies, et, surtout, ils ne renseignent pas valablement sur la durée relative des trois stades.

A moins que la mort immédiate des hôtes abandonnés par une larve III ne soit plus fréquente qu'il m'a semblé, la proportion relativement faible des larves III dans mon matériel de la nature implique en effet, pour ce stade, une durée très sensiblement plus courte que celle du stade II. Or, les observations directes de la durée des stades indiqueraient plutôt le contraire.

La question est à réexaminer avec des moyens convenables et en tenant compte des rythmes thermiques saisonniers et nyctéméraux qui régissent le développement des larves de *Phasiinae* dans la nature.

c - Comportement et physiologie de la larve III

Initialement, la larve des *Phasiinae* au stade III se trouve dans la même position dans l'hôte que la larve II, dont elle n'a pas quitté le siphon; ses relations alimentaires avec l'hôte et respiratoires avec l'extérieur sont identiques.

A la fin du stade, cependant, la larve III se libère du siphon et entreprend l'abandon de l'hôte (cf. Sect. C). Entre ces deux moments, sa physiologie peut différer grandement selon les individus.

1^o VARIATION DE LA PHYSIOLOGIE ALIMENTAIRE - J'ai reconnu les trois modalités principales ci-après.

α) La larve présente, durant toute la durée du stade III, la même physiologie qu'au stade II et demeure essentiellement plasmo-hématophage. Elle ne rejette pas de cordon de déjection en abandonnant l'hôte dont le corps gras et les viscères sont encore intacts. Une punaise peut ainsi survivre au départ du parasite et permettre le cas échéant le développement total d'une seconde larve (cf. Chap. XI et Sect. C *infra*).

Cette modalité, parfaitement courante, a été observée par BEARD (1940 : 646), FEDOTOV (1947 : 57-58) et VIKTOROV (1960 : 111-112).

β) La larve, à la fin du stade III, devient stéatophage et, avant d'abandonner l'hôte, consomme tout ou partie du corps gras. L'on peut, dans bien des cas, affirmer que la disparition du corps gras ne relève pas de l'activité métabolique de l'Hémiptère. S'il s'agit d'une disparition partielle, l'on constate, en effet, que le corps gras ne manque qu'à proximité de l'extrémité antérieure de la larve, soit, le plus souvent, d'un seul côté de l'abdomen de la punaise et beaucoup plus ventralement et postérieurement que dorsalement et antérieurement. S'il s'agit d'une disparition totale, la larve, avant d'abandonner l'hôte, y rejette fréquemment un cordon de déjection incolore ou blanchâtre.

Seul DUFOUR (1827 : 258), à ma connaissance, a signalé un hôte de *Phasiinae* où le « tissu adipeux splanchnique était épuisé, presque nul ». J'ai souvent observé cette modalité (*Dolycoris baccarum* hôte de *Gymnosoma dolycoridis* ou *G. clavata*, etc.).

γ) A la fin du stade III, la larve pratique à la fois la stéatophagie et la sarcophagie. Elle peut consommer, en un temps très bref, le corps gras abdominal, le tube digestif, les tubes de Malpighi, les gonades (effet qui s'ajoute à la castration parasitaire) et l'hypoderme des sternites abdominaux de l'hôte. Les organes occupant une position antérieure au parasite

demeurent intacts (muscles thoraciques, glandes salivaires, ganglion nerveux, réservoir de la glande odorante sternale); en outre, le réseau trachéen abdominal et les autres parties d'origine ectodermique (spermathèque des ♀♀, par exemple) conservent en toutes circonstances leur intégrité.

Comme la stéatophagie, la sarcophagie, non discriminatoire, s'exerce à proximité de la tête de la larve. Le tube digestif peut donc être attaqué alors que la punaise renferme encore du corps gras; un canal déférent peut être consommé, le testicule restant en place; les tubes de Malpighi peuvent être « broutés » avant ou après l'hypoderme, etc.

Les larves III sarcophages abandonnant l'hôte y rejettent un long cordon de déjection de la couleur même des organes consommés. Ceci implique un transit rapide des éléments prélevés dans la punaise et conduit à douter du profit métabolique que les larves III peuvent tirer de la sarcophagie.

La sarcophagie, que j'ai mentionnée en 1948 (Contr. III : 212-213), a été observée d'abord par MILLIKEN & WADLEY (1923 : 28) et par HAROREAVES & TAYLOR (1938 : 25). TAYLOR (1945 : 14 du sep.) l'a décrite dans le cas d'*Antestiopsis* parasité par *Epineura rubens* et qui « dies a few hours after the parasite has escaped from it, the host body having been almost completely emptied so that it acquires a somewhat transparent appearance when viewed ventrally ». La transparence des sternites abdominaux résulte de la consommation de l'hypoderme de l'hôte et suffit à diagnostiquer la sarcophagie. Elle a été constatée par GALICHET (1956 : 39) et KAMENKOVA (1956 : 326) qui l'ont respectivement interprétée comme résultant des mouvements de la larve ou d'un éclaircissement de la chitine (sic !).

Ces trois modalités, entre lesquelles j'ai constaté tous les intermédiaires, peuvent être pratiquées indifféremment par des individus d'une même espèce. C'est ainsi que la larve III d'*Helomyia lateralis*, par exemple, est capable d'abandonner ses hôtes en les laissant dans tous les états possibles, depuis l'intégrité du corps gras et des viscères, jusqu'à leur complet épuisement.

L'opposition que relève VIKTOROV (1960 a : 111) entre mes données (l. c.) sur la sarcophagie de *Clytiomyia continua* et celles des auteurs n'est donc qu'apparente. Elle réside dans les méthodes car, contrairement à la plupart des auteurs, j'ai étudié toutes les Phasiinae qui me furent accessibles, dans toutes les circonstances possibles, en pratiquant systématiquement l'autopsie des hôtes abandonnés par les larves III.

2° SIGNIFICATION DES VARIATIONS CONSTATÉES - Le caractère variable de la physiologie alimentaire des larves III de Phasiinae est intéressant à divers titres.

En premier lieu, l'on peut affirmer, contra PANTEL (1910 : 126), que la phase finale de sarcophagie n'est nullement propre aux seules Tachinaires parasites de larves d'insectes, puisque les Phasiinae au stade III sont toujours parasites d'imagos. En particulier, les *Gymnosoma*, données (op. cit. : 124) comme exemple d'espèces « ne passant pas par une période de sarcophagie », abandonnent fréquemment des Pentatomides dont l'abdomen est totalement vidé.

En second lieu, je n'ai pas constaté de rapports entre la sarcophagie et l'identité ou la position taxinomique des partenaires; le mode d'alimentation à la fin du stade III dépendrait donc simplement des conditions rencontrées par chaque individu.

FEDOTOV (1947 : 57) admet que les punaises parasitées compensent par une activité trophique accrue les prélèvements d'hémolymphe des larves de *Phasiinae*; ceel implique certainement une caryocinétose (*sensu* PAILLOT 1919) ou une hématopoïèse. Quoiqu'il en soit, dans cette hypothèse, les rapports alimentaires dans ces couples hôte/parasite pourraient dépendre des rapports des tailles et des vitesses de prise d'aliments des partenaires. Il faudrait, pour le vérifier, comparer l'état d'hôtes d'une même espèce abandonnés par un même parasite et représentant les deux sexes (les ♀♀ d'Hétéroptères sont plus grandes que les ♂♂) ou des individus d'un même sexe en des états physiologiques différents. Je n'ai pas disposé d'assez de matériel convenant à cette vérification. Des cas isolés me laissent croire cependant que les hôtes ♀♀ sont souvent victimes de simple stéatophagie, tandis que la sarcophagie affecte un grand nombre de ♂♂ et que les hôtes d'été sont moins souvent victimes de la sarcophagie que les hôtes au sortir de l'hivernage.

En dernier lieu, comme il fallait s'y attendre d'après ce qui précède, je n'ai pas constaté de rapport, direct ou indirect, entre le degré de spécificité parasitaire des *Phasiinae* et le degré d'épuisement de leurs hôtes.

Par exemple, *Cylindromyia brassicaria* en été et *Chryseria helluo* à la fin de l'hiver n'épuisent généralement pas leurs hôtes spécifiques (*Dolycoris* et *Eurygaster* respectivement). Au contraire, *Clytiomyia continua* au sortir de l'hiver abandonne des *Eurydema oleracea* plus ou moins totalement vidées.

Quant aux parasites polyphages, ils sont, selon les cas, variablement ménagers de leurs hôtes, ainsi qu'en fait foi le cas d'*Helomyia lateralis* (v. *supra*).

Tout se passe donc comme si les larves III de *Phasiinae* tendaient à suppléer à l'insuffisance éventuelle de l'hémolymphe de l'hôte par une stéatophagie ou une sarcophagie plus ou moins poussées selon cette insuffisance même. Il n'est pas certain que ces modes d'alimentation soient très efficaces, et leurs conséquences quant à la taille et la fécondité des *Phasiinae* seraient assez limitées.

Par suite, stéatophagie et sarcophagie n'auraient valeur que d'ajustements purement actuels, n'offrant guère de prise à la sélection. Ceci expliquerait qu'elles ne se soient fixées dans aucune espèce comme adaptations durables à un hôte déterminé ou à un cycle annuel défini.

4. — ASPECTS GLOBAUX DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Certains aspects de la vie parasitaire des *Phasiinae* ne sont pas étudiables stade par stade, soit que les données fassent défaut (durée des stades), soit que les faits apparaissent comparables d'un stade à l'autre (mortalité). Je les ai réunis ici, en raison de ce caractère négatif commun, mais leur étude exige des paragraphes distincts.

a - Durée totale du développement larvaire

La durée de chacun des trois stades de développement des larves de Tachinaires parasites est délicate à établir et l'on a vu, quant aux *Phasiinae*, le peu de données acquises sur ce point.

TABLEAU K
DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE
DES PHASIINAE CHEZ L'HÔTE IMAGO EN ACTIVITÉ

| PARASITE | HÔTE | RÉFÉRENCES | DURÉE |
|------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------|
| <i>Trichopoda pennipes</i> | <i>Nezara viridula</i> | DRAKE 1920 : 73 | 17-24 jours |
| « <i>Phasia occidentis</i> » | <i>Nysius ericae</i> | MILLIKEN & WADLEY 1924 : 29 | 15-18 jours |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | <i>Dolycoris penicillatus</i> | PLOTNIKOV 1926 : 253 | 9 jours |
| <i>Chryseria helluo</i> | <i>Eurygaster austriaca</i> | JOURDAN 1935 a : 83 | 20-32 jours |
| <i>Bogosiella fasciata</i> | <i>Dysdercus</i> sp. | HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 25 | 16-19 jours |
| <i>Trichopoda pennipes</i> | <i>Anasa tritidis</i> | BEARD 1940 : 633 | 16-27 jours |
| <i>Epineura rubens</i> | <i>Antestiopsis</i> sp. | TAYLOR 1945 : 14 | 23 jours |
| <i>Acaulona peruviana</i> | <i>Dysdercus</i> sp. pl. | BERRY 1951 : 339 | 20-24 jours |
| <i>Hyalomyia chilensis</i> | <i>Dysdercus</i> sp. pl. | BERRY 1951 : 340 | 14-21 jours |
| <i>Epineura helva</i> | <i>Dysdercus</i> sp. pl. | GALICHET 1956 : 40 | 10-20 jours |
| <i>Chryseria helluo</i> | <i>Eurygaster integriceps</i> | VIKTOROV 1960a : 104 | 20-30 jours |
| <i>Ectophasia rostrata</i> | <i>Dysdercus</i> sp. | Élevages personnels inédits | 21-32 jours |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | <i>Dolycoris baccarum</i> | Élevages personnels inédits | 25 jours |

Par contre, la durée totale du développement larvaire est facile à mettre en évidence dans les élevages, puisqu'il suffit de connaître la date de la ponte, celle de l'abandon de l'hôte, et la durée du développement de l'œuf.

Quoique la durée d'incubation n'ait pas toujours été établie, la bibliographie des *Phasiinae* renferme de nombreuses informations à ce sujet. Je les rapporte, en même temps que deux observations personnelles, dans le Tabl. K, où, pour plus de commodité, la durée du développement de l'œuf est comprise dans les chiffres cités. Toutes les données intéressent des développements observés durant la belle saison ou dans de bonnes conditions d'élevage, circonstances assez diverses dont on trouvera l'exposé dans les auteurs cités.

Ce tableau montre que, dans la plupart des cas, le développement larvaire des *Phasiinae* chez l'hôte en activité n'est jamais très long, pouvant (défalcation faite de la durée de l'incubation) durer de 8 jours à un mois, selon les espèces et les circonstances, d'où possibilités de plurivoltinisme (cf. Chap. V).

b - Mortalité larvaire

De même que j'ai examiné, au Chap. VIII, la mortalité des œufs et des larves éclosantes, il importe de considérer ici la mortalité des larves dans l'hôte.

1° IMPORTANCE ET SIGNIFICATION DE LA MORTALITÉ LARVAIRE - Je ne puis étudier ni les échecs des larves dus à des causes extrinsèques (mort prématurée d'hôtes séniles, cf. WORTHLEY 1924 : 14; Hétéroptères parasités victimes de prédateurs) car ils ne sont pas chiffrables, ni les échecs éventuellement dus à des hyperparasites, encore très mal connus chez les *Phasiinae* (cf. Chap. XI, Sect. D).

Je me bornerai donc à l'examen des échecs résultant, pour la larve, de la situation trouvée dans l'hôte, c'est-à-dire des échecs proprement liés à la condition parasitaire.

Les taux de ces échecs figurent dans le Tabl. L où ils sont calculés, stade par stade, en comparant le nombre de larves mortes à un stade donné au nombre des larves ayant passé par ce stade (et non pas simplement trouvées à ce stade).

L'importance globale de ces échecs apparaît relativement élevée (de 4 à 11,5 % selon le stade) mais tous les échecs constatés n'ont pas la même signification.

Une mortalité considérable (de 16 à 39 %) affecte les larves impliquées dans des cas de parasitisme simultané. Ce phénomène, étudié au Chap. XI, se greffe, pour ainsi dire accidentellement, sur les relations de chaque individu parasite avec son individu hôte. Or, l'important est d'examiner les échecs qui se produisent dans ces relations directes et permettent seuls d'apprécier la plus ou moins grande adaptation des larves à l'hôte.

Si donc l'on écarte des calculs toutes les larves (vivantes ou mortes) en cause dans des cas de parasitisme simultané, l'on constate que le taux de mortalité des larves de *Phasiinae* parasites solitaires est insignifiant. Il varie selon les stades de 1,5 à 3,7 %, ce qui montre que les larves de *Phasiinae* sont généralement, et à tous stades, bien adaptées à leurs hôtes.

Ces taux sont peut-être minorés du fait que la mortalité de certaines larves qui introduisent leurs œufs dans l'hôte a pu m'échapper, surtout au stade I, aucun œuf n'étant susceptible d'attirer mon attention sur ces larves lors des dissections. Cependant, les larves des sous-tribus correspondantes ne représentent guère que le quart de mon matériel de sorte que l'erreur ne peut qu'être minime.

TABLEAU L
MORTALITÉ DES LARVES DE PHASINAE
DANS LEURS HÔTES NATURELS

| STADE CONSIDÉRÉ | TOTAL DES LARVES AYANT ATTEINT OU DÉPASSÉ CE STADE | LARVES MORTES A CE STADE | |
|---|--|--------------------------|------|
| | | Nombre | % |
| 1 - Larves toutes catégories | | | |
| Stade I . . . | 1621 | 187 | 11,5 |
| Stade II. . . | 1291 | 118 | 9,1 |
| Stade III . . | 315 | 13 | 4,0 |
| 2 - Larves impliquées dans des cas de parasitisme simultané | | | |
| Stade I . . . | 400 | 141 | 35,2 |
| Stade II. . . | 244 | 96 | 39,3 |
| Stade III . . | 56 | 9 | 16,0 |
| 3 - Larves solitaires | | | |
| Stade I . . . | 1221 | 46 | 3,7 |
| Stade II. . . | 1047 | 22 | 2,1 |
| Stade III . . | 259 | 4 | 1,5 |

2^o CAUSES DE LA MORTALITÉ LARVAIRE - En dehors des cas de parasitisme simultané (v. Chap. XI), les causes des 72 cas naturels de mortalité de larves solitaires aux stades I (46 cas), II (22 cas) et III (4 cas) n'apparaissent pas nettement.

Dans 33 cas, toutefois, il est clair que certains hôtes bien définis ne convenaient pas à tout ou partie des larves d'un parasite donné. Il s'agit des cas : 1^o de larves (5 au stade I, une au stade II) de *Clytiophasia dalmatica* mortes dans des *Graphosoma semipunctatum* récoltés au Tholonet près d'Aix en Provence en juillet 1952 par M. J. TIMON-DAVID et 2^o de 27 larves I

d'*Ectophasia rostrata* et *E. rubra* mortes dans des *Eurygaster (austriaca et maura)* récoltées, pour la plupart en estivation, à Richelieu, à la fin de septembre. Toutes les larves de *Clytiophasia* du lot considéré étaient mortes dans l'hôte; par contre, de nombreuses autres larves I et II se trouvaient vivantes dans les *Eurygaster*.

L'aspect des larves mortes, extrêmement dures et mélaniques, souvent encapsulées entre les muscles thoraciques de l'hôte, implique une réaction inhabituelle de celui-ci (v. Chap. X).

Ces faits ne constituent pas la seule observation du genre. SAZONOVA (1960 : 41 et tabl. 3) rapporte avoir trouvé des larves de *Phasiinae* (indéterminés) mortes, chez 21 % des *Eurygaster integriceps* de la Basse-Volga, à tous les moments de leur cycle biologique; VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 54) et VIKTOROV (1962 : 72) notent, de leur côté, que, souvent, les larves correspondant aux œufs d'*Ectophasia « crassipennis »* sur *E. integriceps* ne sont pas observables dans l'hôte.

Je pourrais à la rigueur faire état d'autres cas d'échecs systématiques (par exemple l'échec des *Ectophasia* au stade I chez les *Gonocerus*); mes chiffres seraient cependant trop faibles pour être significatifs. De même, la mortalité des larves I pénétrant dans un hôte gravide (cf. DUPUIS 1951 a : 48) n'a encore été établie que dans un très petit nombre de cas.

Il y a là un ensemble de faits à préciser à l'aide d'un matériel plus important que celui que j'ai examiné.

B — LES VARIANTES DU DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE

En dehors de sa forme typique, chez les hôtes imaginaux en activité, le parasitisme des larves de *Phasiinae* peut présenter certains aspects singuliers, chez des hôtes traversant une période particulière de leur cycle physiologique ou de développement.

Les modalités du développement dans un hôte en hivernage ou dans un hôte préimaginal n'ayant guère été étudiées, bien que les faits aient été constatés maintes fois, il m'a paru opportun de leur consacrer les deux sous-sections qui suivent. Le développement dans un hôte en estivation est encore moins connu et je ne pourrai l'envisager ici que très sommairement.

Les conséquences de l'hivernage dans l'hôte et du développement dans les hôtes préimaginaux sur la coïncidence spatio-temporelle de l'hôte et du parasite ont été examinées au Chap. V, Sect. D.

1. — PARASITISME DANS L'HÔTE EN HIVERNAGE

a — Généralité de l'hivernage dans l'hôte

L'hivernage des *Phasiinae* à l'état de larve dans l'hôte imago a été suspecté par DUFOUR (1827 : 258) dans le cas de *Chaetocypthera bicolor* parasite de *Rhaphigaster nebulosa* et démontré par KÜNCKEL (1879 : 354) chez « *Gymnosoma rotundata* ». Il a été vérifié, depuis, pour de nombreuses

espèces : *Cylindromyia brassicaria* (NIELSEN 1909 : 81, 121; 1918 : 257, 260), *Gymnosoma rotundata* (NIELSEN 1916 : 20; 1918 : 260; FISCHLER 1938 : 353), *Subelytia rotundiventris* (NIELSEN 1918 : 260), *Gymnosoma fuliginosa* (CAFFREY & BARBER 1919 : 30-31), *Clytiomyia continua* (KHELEDNIKOVA 1927 : 208; MICHALK 1940 : 166), *Allophorella aeneoventris* (Williston) (PAINTER 1930 : 106, cf. BROOKS 1945 a : 648), *Chryseria helluo* (JOURDAN 1935 b : 117; VIKTOROV 1960 a : 104), *Trichopoda pennipes* (BEARD 1940 : 633), *Helomyia lateralis* (RUBTZOV 1947 : 99), *Ectophasia crassipennis* s. l. (KAMENKOVA 1956 : 327).

Je l'ai personnellement constaté pour plusieurs de ces espèces, et d'autres encore, notamment *Brumplalophora aurigera* (Contr. III : 206), *Allophora hemiplera*, *Allophorella obesa*, *Phasia subcoleoprata*, *Clytiophasia dalmatica*, *Gymnosoma dolycoridis*, *G. desertorum*, divers *Phaniina* et *Leucostomatina*, etc.

L'hivernage à l'état de puparium dans le sol, admis par quelques auteurs et par moi (Contr. III : 214) sur la foi de leurs dires, est, en fait, une modalité d'hivernage bien peu probable, ainsi qu'il apparaît à l'examen des faits allégués.

CAFFREY & BARBER (1919 : 30-31) ont observé l'hivernage de la larve de *Gymnosoma fuliginosa* R.D. dans l'hôte *Pitedia Sayi* (Stål), au Nouveau Mexique. Ils envisagent cependant comme « probable that the parasite also hibernates as a puparium beneath the surface of the ground, as many individuals in this stage have been dug from the soil underneath the hibernating quarters early in the spring. This fact was not definitely established, however, owing to the difficulty encountered throughout the winter in examining the frozen soil of these locations ». En réalité, la rapidité avec laquelle s'achève le développement des larves dans l'hôte au sortir de l'hivernage (*op. cit.* : 30) suffit à expliquer la présence de puparia dans le sol au début du printemps.

MILLIKEN & WADLEY (1924 : 30) ayant trouvé au Kansas, en novembre, des puparia de « *Phoranthia occidentalis* Walker », concluent à un hivernage à ce stade, sans égard au fait que des imagos de cette mouche et d'autres *Allophorina* se rencontrent encore, en ce mois, dans divers états nord-américains (cf. REINHARD 1919, ALLEN 1929, BROOKS 1945 a).

JOURDAN a tout d'abord admis (1935 a : 84), en se fondant sur des élevages au laboratoire, que *Chryseria helluo* passait, au Maroc, l'hiver à l'état de pupes; il a ensuite établi (1935 b : 117) d'après des observations dans la nature, que la larve de cette mouche abandonne l'hôte lors du retour de celui-ci à la vie active (fin janvier en 1935, dans le Rharb). VIKTOROV (1960 a : 104) a observé le même fait quant aux *Chr. helluo* parasites d'*Eurygaster integriceps* dans la région de Krasnodar. Je me suis personnellement assuré, par la dissection d'*Eurygaster* récoltées en hivernage au Maroc, et par l'élevage de leurs parasites, que, dans ce pays, *Chr. helluo* hiverne indubitablement à l'état de larve dans l'hôte.

Selon RUBTZOV (1947 : 91) et FEDOTOV (1947 : 51), *Phasia subcoleoprata* hivernerait à l'état de puparium dans le sol. Cet avis, repris sans discussion par VIKTOROV (1960 a : 116, 1960 b : 232), est fondé sur la présomption de la spécificité de la mouche pour les *Eurygaster* beaucoup plus que sur des observations probantes. En premier lieu, l'observation des puparia de cette mouche dans le sol au premier printemps (FEDOTOV l.c.) implique simplement un abandon précoce de l'hôte au sortir de l'hivernage, fait dont on possède d'autres exemples (JOURDAN 1935 b, l.c.). En second lieu, l'absence des larves de *Ph. subcoleoprata* chez les *Eurygaster* en estivation et en hivernage, et la présence de ses puparia dans le sol en août puis en avril (RUBTZOV l.c.) ne signifient nullement que le stade du puparium dure plusieurs mois. Elles

résultent simplement du fait que la mouche, qui peut se rencontrer tard en automne (KAMENKOVA 1956 : 326), se développe en hiver aux dépens d'hôtes de complément : *Dolgoris baccarum* dans la région de Krasnodar (KAMENKOVA l.c.) et *D. numidicus* au Maroc (chez des imagos de cet hôte, récoltés en hivernage dans le Moyen Atlas, il m'a été aisé de vérifier la présence des larves de la mouche). VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 55) ont suspecté l'existence de cette troisième génération.

La dernière mention que je connaisse d'un hivernage à l'état de pupes dans le sol concerne *Ectophasia crassipennis* s.l.; l'auteur (ALEXANDROV 1948 : 16), qui ne précise pas ses observations, n'admet vraisemblablement cette modalité d'hivernage que par extrapolation des dires de FEDOTOV (l.c.).

Compte tenu des faits bien établis et des critiques formulées, je crois raisonnable d'admettre, en définitive, que l'hivernage à l'état de larve dans l'hôte est la seule modalité régulière d'hivernage des PHASIINAE en zone tempérée.

b - Stade des larves hivernantes

La plupart des auteurs qui, depuis KÜNCKEL (l. c.), ont observé l'hivernage des larves de *Phasiinae* dans l'hôte, n'ont généralement pas précisé à quel stade il se produisait.

Examinant naguère cette question (Contr. 111 : 204, 206, 214, 217, 229-230) j'avais admis qu'il s'agissait du stade II. Les données de BEARD (1940 : 633) et de VIKTOROV (1960 a : 104) confirmeraient cette conclusion, mais mes observations inédites me conduisent, en fait, à la nuancer très sensiblement.

Je considère comme période d'hivernage, sous nos climats, celle qui s'étend de la deuxième décennie d'octobre à la deuxième décennie de mars. En effet, en Europe, dans la nature, les *Phasiinae* adultes et leurs œufs frais sur l'hôte sont rarissimes à partir du milieu d'octobre et les larves commencent à abandonner les hôtes ou sont susceptibles de passer d'un stade jeune à un stade plus âgé à partir de fin mars.

Depuis 1946, j'ai observé 296 larves de *Phasiinae* vivantes, parasites d'hôtes récoltés avant ou pendant l'hivernage, mais toujours disséqués - après un certain délai ou immédiatement - dans les limites de la période indiquée. Selon les cas, les hôtes dont la dissection a été différée ont été gardés à la température du laboratoire ou bien ont été réchauffés plus énergiquement au moins 10 heures par jour et nourris.

Au cours de chacune des 12 décades de la période considérée, je n'ai obtenu de larves III (57 au total), vivantes dans l'hôte ou l'abandonnant, que dans les cas d'hôtes réchauffés et nourris pendant un certain temps.

J'en déduis que les larves III ne s'observent que chez les hôtes d'hiver dont la diapause a été rompue et que, par conséquent, les *Phasiinae* n'hivernent généralement pas à ce stade.

Aucun auteur, d'ailleurs, ne signale de larves III en hivernage. CAFFREY & BARBER (1919 : 30) ont bien obtenu, après 3 jours seulement de réchauffement, des larves III de *Gymnosoma fuliginosa* sortant d'hôtes (*Pileidia Sayi*) récoltés en février, mais il s'agit d'observations effectuées au Nouveau Mexique et je ne puis apprécier ce que les auteurs entendent, en cet État, par « severe winter weather ».

Les larves III observées chez *Eurygaster integriceps* en fin septembre-début octobre par KAMENKOVA (1956 : 326) ne me paraissent pas destinées à y passer l'hiver comme le pense l'auteur; la « chitine plus claire » (*sic*) de la face ventrale des *Eurygaster* infestés indique des larves ayant « brouté » l'hypoderme des hôtes, c'est-à-dire sarcophages et prêtes à abandonner les punaises pour donner naissance à une génération automnale de mouches.

En ce qui concerne les possibilités d'hivernage des larves I et II, la situation m'est apparue fort différente selon les cas.

Parmi 109 larves d'*Ectophasiini* et 101 larves de *Cylindromyia s. str.* hivernant dans l'hôte dans les conditions précitées, je n'ai jamais observé un seul stade I. Plus de la moitié de mes matériaux ayant été récoltés au cours de l'hivernage, et la plupart des autres disséqués au début de celui-ci, il apparaît que les larves de ces Phasiinae avaient atteint le stade II avant le début de l'hivernage.

Dans d'autres cas (*Allophorella obesa*, *Brumptalophora aurigera*, *Helomyia lateralis*, *Neocyptera auriceps*, *Chaetocyptera bicolor*, *Leucostoma sp.*, *Dionaea (s. l.) sp.*, *Phasiina sp.*), je puis affirmer qu'une certaine proportion de larves peut entrer en hivernage au stade I et rester tout l'hiver à ce stade.

Chez *A. obesa* (une larve I dans un *Beosus* récolté le 22 janvier et disséqué le 25; 10 autres larves au stade II) et chez *Br. aurigera* (deux larves I chez des *Rhaphigaster* récoltées et fixées du 15 au 20 mars; 4 autres larves hivernantes au stade II) le fait est exceptionnel.

Chez *H. lateralis*, je ne connais qu'un cas de France (une larve I dans un hôte récolté fin septembre et disséqué le 20 février) et d'après mes matériaux du Moyen Atlas l'espèce, au Maroc, hiverne tantôt au stade I (2 cas), tantôt au stade II (4 cas). RUBZOV (1947 : 99) avait déjà constaté cette double possibilité que j'avais, bien à tort, mise en doute.

Quant aux autres espèces, mon matériel trop peu abondant ne permet pas d'apprécier la fréquence de l'hivernage au stade I — cependant indubitable.

Quoiqu'il en soit, l'on ne saurait reconnaître au stade II la valeur spéciale de stade d'hivernage ce que je lui accordais en 1948 (Contr. III : 230). Compte tenu de la physiologie somme toute comparable des stades I et II, ceci se conçoit parfaitement.

Mais il faut alors expliquer pourquoi certaines espèces hivernent au stade II, tandis que d'autres hivernent au stade I ou au stade II. Je dois, à ce sujet, souligner les deux faits suivants :

1° Toutes les larves dont j'ai constaté l'hivernage au stade II appartenaient à des espèces observées dans des circonstances spatio-temporelles parfaitement modales et, en particulier, loin des limites de leur aire de distribution. Tel est le cas de *Cluyseria helleo*, *Clytiophasia dalmatica* et *Gymnosoma desertorum* au Maroc, et celui de *Cylindromyia brassicaria*, *Subclytia rotundiventris*, *Clytiomyia continua*, *Ectophasia rostrata*, *Ecl. rubra*, *Cystogaster globosa*, *Gymnosoma dolycoridis*, *G. carpocoridis* et *G. clavata* à Richelieu et dans la région parisienne.

2° Inversement, toutes les larves dont j'ai constaté l'hivernage au stade I appartenaient à des espèces observées dans des circonstances spatio-temporelles limites, que ce soit en latitude (*Chaetocyptera bicolor*, *Brumptalophora aurigera*, *Helomyia lateralis* et *Leucostoma sp.* en France), en

altitude (*Helomyia lateralis* au Maroc et en Asie centrale) ou dans le temps (*Allophorella obesa*, le plus tardif de nos *Phasiinae*).

Ces constatations indiquent que le stade de l'hivernage ne dépend pas intrinsèquement des espèces mais des circonstances qu'elles rencontrent et qui permettent à une proportion variable de larves I de passer au stade II avant l'hivernage.

Pour cette raison, il faut s'attendre à trouver des *Ectophasiini* hivernant en plus ou moins grand nombre au stade I à la limite de leur distribution et des larves d'autres groupes hivernant toutes au stade II dans les zones modales de l'aire de leurs espèces.

En résumé, l'ensemble des observations confirme, tantôt mes conclusions antérieures sur l'hivernage au stade II, tantôt la possibilité indiquée par RUBTZOV (*l. c.*) d'un hivernage au stade I ou au stade II. Le fait même que telle ou telle larve hiverne à l'un ou l'autre de ces stades n'a pas la signification particulière que j'étais tenté de lui attribuer et ne résulte vraisemblablement que des circonstances extérieures.

Bien entendu, tout ce qui précède ne vaut que pour les hôtes présentant, en régions tempérées vraies, ou en altitude dans les régions plus chaudes, un hivernage défini et véritable.

Dans les cas d'hôtes n'hivernant que partiellement, les imagos des *Phasiinae* parasites correspondant se rencontrent presque toute l'année. En Floride, par exemple, *Trichopoda pennipes* parasite de *Nezara viridula* se trouve de mars à décembre (DRAKE 1920 : 55).

Dans les régions où il existe une saison sèche, il se pourrait que celle-ci imposât aux *Phasiinae*, comme à leurs hôtes, une certaine diapause. C'est ce que j'infère de certains développements larvaires plus longs qu'il n'est habituel (cf. Sect. A) observés par RAINEY (1947 : 307-308) durant la saison sèche au Transvaal, dans le cas de *Bogosiella fasciata* et, surtout, d'*Allophora nasalis*.

c - Phases de l'hivernage dans l'hôte

Nombre d'Hétéroptères des régions tempérées passent l'hiver à l'état d'imago. Ayant cessé plus ou moins tôt de s'alimenter, ils se réfugient dans les lieux abrités (litières de feuilles mortes, plaques de mousses, racines et basses branches des bruyères et autres arbustes buissonnants, souches, fumiers, etc.). Leur existence est assurée par la consommation d'une faible partie des réserves accumulées, avant l'hiver, dans le corps gras et, éventuellement, dans l'intestin moyen (FEDOTOV 1947 b : 76, USHATINSKAÏA 1955). Les ♀♀ sont en état de repos génital. On observe dans divers genres - *Palomena*, *Piezodorus*, *Pileidia* - une allochromie très marquée.

Le retour progressif à la vie active s'effectue par à-coup, au gré des conditions extérieures souvent brusquement variables du début du printemps (cf. JOURDAN 1936 : 202). Il est caractérisé par une intense consommation des réserves, le retour plus ou moins différé à une alimentation et des biotopes normaux et par le début de l'activité génitale des ♀♀ (JOURDAN *l. c.*, ARNOLDI 1943, USHATINSKAÏA 1955).

Le détail de ces faits demeure bien mal connu, de sorte qu'il est fort difficile de discuter les conditions de l'hivernage des larves de *Phasiinae* dans l'hôte. Je me bornerai ici à un examen préliminaire des phases successives du phénomène.

Le stade d'entrée en hivernage des larves de *Phasiinae* dépend moins de leur espèce que des conditions extérieures (v. *b supra*).

En pleine période d'hivernage le développement des larves est totalement suspendu. La dissection immédiate d'hôtes parasités, récoltés dans la nature à des dates successives de l'hivernage, montre en effet que les larves, qu'elles soient au stade I ou au stade II, ne subissent aucune mue. De plus, les siphons des larves II ne s'accroissent pas et les larves I libres dans le thorax ou dans l'abdomen de l'hôte ne migrent ni ne se fixent.

TABLEAU M
INFLUENCE DU RÉCHAUFFEMENT SUR LE PASSAGE
AU STADE III DES LARVES II HIVERNANT DANS L'HÔTE

| LOTS D'HÔTES | DATES DE RÉCOLTE DANS LES GITES D'HIVERNAGE AU MOYEN ATLAS | RÉCHAUFFEMENT A PARTIR DE... | DATES D'OBSERVATION DES LARVES III |
|--|---|------------------------------------|--|
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> parasite d' <i>Eurygaster</i> | | | |
| Lot I | 15.XI - 5.XII | début décembre | 24.XII - 11.I |
| Lot II | 12 - 17.I | milieu janvier | 27.I - 10.II |
| Lot III | 20 - 30.I | fin janvier | 18.II - 4.III |
| Lot IV | 15 - 19.II | milieu février | 16.III - 19.III |
| <i>Helomyia lateralis</i> parasite de <i>Dolycoris numidicus</i> | | | |
| Lot I | 4.II | début février | 15.II - 11.III |
| Lot II | 18.III | milieu mars | 29.III - 13.IV |

L'absence de mue ressortit à l'influence des conditions extérieures; le *statu quo* des relations de fixation à l'hôte indique vraisemblablement l'influence de l'état même de l'hôte. De rares exceptions (mues de larves I sans fixation) obtenues au laboratoire l'ont toutes été chez des hôtes soumis à un réchauffement.

La fin de l'hivernage diffère selon le stade auquel la larve de *Phasiinae* a hiverné.

Les larves ayant hiverné au stade I peuvent se retrouver à ce stade quelques temps encore après la fin de l'hivernage de l'hôte, en mars et parfois en avril (*Leucostoma sp.* parasite de *Lygaeus*). Ceci confirme que le stade d'hivernage dépend surtout des conditions extérieures, un certain seuil de celles-ci étant nécessaire, avant comme après l'hiver, pour le passage des larves I au stade II.

Les larves ayant hiverné au stade II peuvent passer au stade III dès l'amélioration des conditions extérieures. Je m'en suis assuré au laboratoire où des larves de même espèce, ayant toutes hiverné au stade II dans des hôtes identiques, sont passées au stade III à des dates différentes selon la date plus ou moins précoce du réchauffement des hôtes (cf. Tabl. M).

L'on peut déduire de ces observations que la possibilité, pour une espèce de *Phasiinae* hivernant au stade II, d'apparaître plus ou moins tôt dans la nature est liée aux circonstances locales et annuelles extrêmement variables.

On notera d'ailleurs que le passage au stade III n'est nullement immédiat et n'intéresse pas toutes les larves, ce qui indique que la larve II réchauffée achève sa propre croissance avant de passer au stade III.

En outre, la durée nécessaire de l'activité du stade II varie sans doute intrinsèquement selon les espèces, car, s'il m'a été possible d'obtenir, par simple réchauffement de l'hôte, de nombreuses larves III de *Clytiophasia dalmanica*, *Helomyia lateralis* et *Chryseria helluo*, il m'a été plus difficile d'obtenir celles de *Gymnosoma desertorum*, et surtout celles des *Cylindromyia* parasites de *Dolycoris*.

Quoiqu'il en soit, et étant donné le caractère progressif du retour de l'hôte à la vie active, l'influence directe des conditions extérieures sur les larves parasites permet de comprendre que celles-ci puissent abandonner l'hôte très précocement. Ainsi s'expliquent la présence de puparia de *Phasiinae* dans les biotopes d'hivernage des hôtes au tout début du printemps (JOURDAN 1935 b : 117, FEDOTOV 1947 : 51, RUERZOV 1947 : 91) et la possibilité que la première génération d'imagos de certaines espèces ait échappé aux auteurs (cf. Chap. V, Sect. C).

2. — PARASITISME DANS L'HÔTE PRÉIMAGINAL

a — Généralité et fréquence du phénomène

Il est classique d'admettre que les *Phasiinae* « sind in erster Linie Schmarotzer erwachsener Wanzen » (BAER 1921 : 393) et, de fait, leurs larves ne parviennent à maturité que chez des imagos; cependant, les PHASIINAE sont parfaitement capables d'attaquer des Héloptères jeunes.

Aux références citées précédemment (Contr. III : 215, n. 2), à ce sujet, on ajoutera : MORRILL, 1910 : 83; VASSILIEV 1913 : 42; DRAKE 1920 : 66-67; MILLIKEN & WADLEY 1923 : 29; HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 24-25; BEARD 1940 : 643-644; OTTEN 1940 : 323-325; BERRY 1951 : 338; PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO 1953 : 22-23; CAPELOUTO 1949 : 33; KAMENKOVA 1956 : 18; PHILLIPS 1956 : 576; SCHORR 1957 : 579; VIKTOROV 1960 a : 107; POLIVANOVA 1960 : 191 (1). Certaines de mes Contributions (V : 138-139, VII : 217, 219-221, XV : 70) et, ci-dessus, le Chap. VII (*passim*) renferment des données originales sur la question.

(1) TISCILER (1949 : 166, tabl. 4) cite 7 *Phasiinae* parasites de « Larven » d'*Aelia acuminata*; il s'agit certainement d'une erreur dans la mise en place typographique des colonnes du tableau.

Les auteurs cités ont observé des œufs de *Phasiinae* sur des punaises aux stades jeunes, sans généralement se soucier du sort ultérieur de ces œufs. Complétées par mes observations, les données de ceux qui ont constaté la présence des larves correspondantes dans l'hôte permettent cependant de se rendre compte que les larves des PHASIINAE de presque toutes les sous-tribus peuvent infester des Héteroépères préimaginaux.

Ceci est vrai, dans les groupes à ponte sur l'hôte, de divers *Ectophasiina* (*Chryseria helluo* : VIKTOROV 1960 : 103), *Gymnosomatina* (SCHORR 1957 : 579 et observations personnelles sur *Gymnosoma rotundata*, *G. carpocoridis*) et *Trichopodina* (*Trichopoda pennipes* : WORTLEY 1924 : 15, BEARD 1940 : 643; *Bogosiella fasciata* : HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 24, 25; *Epineura rubens* : TAYLOR 1945 : 13, 14 du sep.).

Ceci est vrai également, dans les sous-tribus à ponte dans l'hôte, de certains *Leucostomatina* (DUPUIS, Contr. XV : 70) et *Cylindromyiina* (DUPUIS, Contr. VII : 217, KAMENKOVA 1956 : 18), et de nombreux *Allophorina* (MILLIKEN & WADLEY 1923 : 29; RAINEY 1947 : 305; *Paraphorania peruviana*, *P. brasiliiana*, *Epaulophasia officialis* et *Paraphasiana dysderci*, PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO 1953 : 22-23) et *Acaulonina* (*Acaulona peruviana*, BARTLETT 1943 : 15, BERRY 1951 : 338; *A. brasiliiana*, *Itaxanthomelana grandis*, PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIDO l.c.).

Quant aux *Hetomyiina*, VASSILIEV (1913 : 42, 65) rapporte qu'*Eurygaster integriceps*, infestée au stade adulte par *Hetomyia lateralis*, le serait également au stade V. Étant donné le caractère particulier de la ponte de cette mouche (cf. Chap. VII) ce point demanderait confirmation, d'autant plus que VASSILIEV n'a pas su reconnaître l'œuf d'*H. lateralis* (cf. RUBTZOV 1947 : 95, TCHERNOVA 1947 : 69).

La fréquence du parasitisme dans l'hôte préimaginal varie selon les espèces (par ex. *Neocyptera auriceps* parasite le plus souvent les imagos d'*Aelia*, tandis que les larves de *Cylindromyia s. str.* se trouvent fréquemment dans les *Dolycoris* et *Holcostethus* au stade V). Elle varie sans doute considérablement, pour une même espèce, selon les circonstances phénologiques (conditions météorologiques de l'année, générations successives du parasite) (cf. Chap. V, Sect. D). Elle peut être très élevée (POLIVANOVA 1960 : 191).

b - Stade du parasite dans l'hôte préimaginal

Seuls BEARD (1940 : 643-645) et moi-même (Contr. VII : 217, 219-221; XV : 70) avons précisé le stade auquel parviennent les larves de *Phasiinae* chez les Héteroépères préimaginaux.

Il s'agit du stade II, chez *Trichopoda pennipes* (BEARD l.c. : 645!) comme chez les *Ectophasiini*.

Chez les *Cylindromyia s. str.* (observations de ma Contr. VII et nouveaux cas, au total 9), il s'agit, apparemment, du stade I. Cependant, l'exuvie I des *Cylindromyia* s'observe fréquemment dans l'abdomen d'hôtes imagos qui ne présentent pas de cicatrices d'introduction de l'œuf, tandis qu'on la retrouve normalement sur le siphon dans les *Dolycoris* où une telle cicatrice témoigne d'une infestation imaginaire. La siphonogenèse ne se produisant pas chez l'hôte préimaginal (v. *infra*), il faut, dans le premier cas, admettre que la punaise, assurément infestée avant l'âge adulte, se trouvait encore à un stade préimaginal lorsque son parasite est passé au

stade II (*). Quoique le petit nombre des dissections d'hôtes préimaginaux parasités n'en ait pas permis l'observation directe, je suis donc persuadé que les *Cylindromyia*, comme les *Ectophasiini*, atteignent le stade II dans les Hétéroptères jeunes.

Les stades I et II, dont on a déjà reconnu l'équivalence trophique (Sect. A) et vis-à-vis de l'hôte en hivernage (1, *supra*), auraient donc également une même signification vis-à-vis de l'hôte préimaginal.

Par ailleurs, il apparaît que la coupure majeure dans la vie des larves de *Phasiinae* se produit, dans cette circonstance encore, entre les stades II et III. En effet, ainsi que DRAKE (1920 : 66-67), WORTILEY (1924 : 15) et TAYLOR (1945 : 13-14 du sep.) l'ont déjà souligné, *en aucun cas une larve III n'a été obtenue d'un hôte non adulte*.

Cette règle, que toutes mes observations confirment, me paraît générale, car les exceptions publiées ne sont pas convaincantes.

OSBORN (1918 : 197; 1919 : 12) rapporte un cas où « a larva, apparently a Tachnid, was obtained issuing from a nymph of *Miris dolabratus* at Orono [Maine], June 17, 1916, but it failed to mature ». L'auteur n'a certainement pas examiné la larve de près ; plutôt que d'une larve de *Phasiinae*, il pourrait s'agir d'une larve d'Hyménoptère *Euphorinae*, parasites communs des larves de *Miridae* mais découverts par MENZEL (1924) postérieurement au travail d'OSBORN.

DOZIER (1926 : 122) rapporte l'obtention, à Porto-Rico, de trois *Trichopoda pennipes* qui « salicron... de ninfas de última etapa y adultos de *Coreocoris batata*... » ; ceci ne permet nullement de conclure à l'élevage des *Trichopodes* à partir de nymphes du Coréïde, car, les deux pluriels indiquant plus d'hôtes que le mouehes, il est manifeste que celles-ci ont été obtenues dans un lot de punaises d'où leurs hôtes individuels ne furent pas isolés,

HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) indiquent que, dans le cas de *Bogosiella fasciata* parasite de *Dysdercus*, « the life-cycle of the parasite (from the laying of an egg to emergence of adult fly) is extended to 42 days when parasitism commences in the second instar of the host » ; ils précisent encore (*l.c.*) que « nymphs attacked in the second or third instars attain the fifth instar before they are killed by the parasites, but never become adult ». Faute de savoir si le parasite qui exerce cette action est sortant ou non, l'on ne peut conclure à l'abandon d'un hôte préimaginal par une larve III.

Le Tabl. II de RAINEY (1947 : 307) implique la sortie de larves de *Bogosiella fasciata* et d'*Allophora nasalis* hors de *Dysdercus récoltés* au stade V, mais certainement pas *demeurés* au stade V ; l'auteur précise en effet (p. 308) que « several parasitised nymph completed their final moult successfully before the emergence of the Tachnid larva ».

L'élevage de *Gymnosoma Rungsi* (*i.e. desertorum*) à partir d'une « larve » d'*Aelia* (MESNIL 1952 : 152) me paraît également douteux car l'observation a été effectuée dans un service réalisant simultanément les élevages en masse les plus divers, ce qui ne permet pas toujours de recueillir toutes les précisions utiles.

(*) Le même raisonnement vaut pour les larves de *Clytiomyia continua* trouvées chez des imagos d'*Eurydema*. Lorsque l'hôte porte l'œuf correspondant (infestation au stade imaginal) l'exuvie I du parasite se trouve normalement sur le siphon. Lorsque l'œuf demeure introuvable, l'exuvie I est libre dans l'abdomen de la punaise.

Ceci permet de conclure — en dépit de l'absence d'observations directes — à la possibilité, pour *Clytiomyia continua*, de pondre sur des hôtes préimaginaux, ce que j'envisageais déjà dans ma Contr. III (p. 215).

La mention, enfin, par PARKER, BERRY & SILVEIRA GUIGO (1953 : 22-23), de nombreux *Phasiinae* comme « parasites of nymphs and adults » doit être interprétée restrictivement, les auteurs employant (p. 20) la formule « reared from adult » pour indiquer l'élevage effectif d'une mouche à partir d'un hôte imago.

c - Conditions de l'inhibition du développement du parasite

MARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25), BEARD (1940 : 645), TAYLOR (1915 : 14 du sep.) et RAINEY (1947 : 308) qui ont examiné la durée du développement des larves de *Phasiinae* ayant infesté des hôtes préimaginaux ont tous constaté une prolongation très nette de cette durée. Le fait s'explique évidemment par l'arrêt du développement au stade II.

L'on ignore toutefois la cause profonde de cet arrêt de développement. L'explication humorale avancée par BEARD (*l. c.*) se heurte aux objections présentées par cet auteur et également⁽¹⁾ au fait que la mue du stade I au stade II se produit couramment dans les hôtes préimaginaux sans que ceux-ci changent de stade (stades IV ou V de *Palomena prasina* portant un œuf de *Gymnosoma rotundata* et renfermant la larve II correspondante!).

Mon hypothèse est la suivante. Les larves de *Phasiinae* n'induisent pas de siphon dans l'hôte préimaginal ainsi que BEARD (*l. c.* : 245) le souligne et ainsi que je l'ai toujours vérifié. Or, dans un hôte imago, mais non spécifique (*Dysdercus*), les larves de *Gymnosoma* ne forment pas non plus de siphon, et ne passent pas au stade III. Donc, la formation du siphon dans l'hôte serait une condition nécessaire du passage au stade III, non satisfaite dans l'hôte préimaginal. Il resterait bien entendu à élucider pour quelle raison les hôtes préimaginaux ou non spécifiques ne réagissent pas aux larves de *Phasiinae* par la formation d'un siphon (v. Chap. X, Sect. B).

3. — PARASITISME DANS L'HÔTE EN ESTIVATION

a - L'estivation chez les Hétéroptères

Les Hétéroptères de la zone tempérée susceptibles de présenter une période d'inactivité estivo-automnale plus ou moins marquée ne sont certainement pas tous recensés, non plus que les régions où peut s'observer ce phénomène.

Le cas le plus connu est celui d'*Eurygaster integriceps* dans les zones montagneuses de la Russie d'Europe (région de Krasnodar) et des Républiques Soviétiques d'Asie (Tadjikistan, Ouzbékistan, Kirghizie). Chez ce Scutelleride, ainsi que Pont montra les travaux contemporains de FEDOROV (1947 b) et de ses collaborateurs, les imagos de la génération de l'année présentent, du début de l'été où ils sont apparus jusqu'au début du printemps suivant, une très longue période de vie inactive. L'hivernage proprement dit succède à une période d'inactivité estivo-automnale et se produit en altitude dans les mêmes gîtes ou dans les gîtes différents.

⁽¹⁾ Sous réserve de l'équivalence physiologique des mues I-II et II-III.

L'inactivité estivo-automnale de l'*Eurygaster* n'est pas totale partout (FEDOTOV 1946 : 248, 1947 b : 49-50, 77); de plus, FEDOTOV & BOTCHAROVA (1955 : 12) ont indiqué que les punaises, dans leurs gîtes d'été de la région de Krasnodar « peuvent dans l'après-midi abandonner la litière de feuilles, vagabonder de place en place, effectuer de petits vols et même sucer les plantes ».

Les autres cas observés dans la Région Paléarctique sont ceux de *Dolycoris penicillatus*, de *D. baccarum* et d'*Eurygaster austriaca*.

En Ouzbekistan (environs de Tashkent), une partie des *D. penicillatus*, apparus en plaine sur les cultures, gagne, à partir du milieu de juin, des abris d'été en altitude, pour redescendre, fin septembre-début octobre, à des altitudes plus basses. Les punaises en estivation « restent cachées aux heures chaudes du jour, mais on peut les voir voler vers le soir » (PLOTNIKOV 1926 : 249-251).

A Chypre, *Dolycoris baccarum* « spends the hottest part of the year under stones on the summit of Chionistra (6 400 feet, the highest point in the Island) » (MORRIS 1929 a : 44). En France (Richelieu, Région parisienne), *D. baccarum*, loin d'hiverner, présente deux générations d'été (cf. DUPUIS 1951 b).

Au Maroc, les imagos de l'année d'*Eurygaster austriaca* « peu de temps après avoir pris leur forme adulte... s'engourdissent et entrent dans une période de repos qui durera jusqu'en février ou en mars de l'année suivante » (JOURDAN 1936 : 198, 201).

J'ai, quant à moi, observé à Richelieu l'estivation d'*Eurygaster austriaca* et d'*E. maura* (L.) s. str. Par les méthodes ordinaires (filet fauchoir) l'on ne récolte guère, à la fin de l'été, sur la végétation, que des individus isolés de ces deux espèces; la première, notamment, est rarissime. Or, sous le tapis de mousses et de *Cladonia* de plusieurs clairières sableuses (S¹⁰⁰ XXXVI), j'ai pu recueillir, en fin septembre 1958, un total de 233 imagos des deux sexes des deux espèces, immobiles entre le sable et la couche de lichens. En 1959 et 1960, j'ai constaté les mêmes faits dans les mêmes stations. J'en conclus que les *Eurygaster* présentent, à Richelieu, comme en d'autres points de leur aire de répartition, une période estivale d'inactivité.

Les *Eurygaster integriceps* en estivation sont à l'état de repos génital et riches en corps gras; il en est de même de *Dolycoris penicillatus* (PLOTNIKOV l. c. : 251). J'ai pour ma part, constaté, à Richelieu, que les *Eurygaster* des deux sexes en estivation étaient également des individus gras, en état de diapause génitale.

b - Les Phasiinae et l'hôte en estivation

Les Hétéroptères en estivation peuvent renfermer des larves de Phasiinae au même titre que les hôtes en activité, en hivernage ou préimaginaux. Il serait donc intéressant de savoir si la physiologie des hôtes en estivation exerce une quelconque inhibition sur l'implantation des larves parasites (ce qu'on observe chez les hôtes préimaginaux) ou si les conditions déterminant l'estivation des punaises suspendent le développement de leurs parasites (comme dans le cas des hôtes en hivernage).

1° L'IMPLANTATION DES LARVES DANS L'HÔTE EN ESTIVATION - Mes observations personnelles - les seules dont je puisse faire état - m'ont montré que *Chryseria helleo*, *Chlytophasia dalmatica*, *Helomyia talcaftis* et *Phasia*

subcoleoprata hivernent dans les hôtes *Eurygaster* (*austrica* au Maroc, *integriceps* au Liban). Ceci implique la réussite de l'infestation de ces punaises durant la période estivo-automnale.

J'ai pu, en outre, suivre, pour ainsi dire de visu, l'infestation des *Eurygaster* de Richelieu en estivation. Plusieurs de ces hôtes portaient, en effet, des œufs d'*Ectophasia rostrata* et *rubra* en cours de développement donc âgés d'un jour ou deux (1). D'autres renfermaient des larves I vivantes, d'autres des larves II libres et d'autres, enfin, des larves II plus ou moins volumineuses, fixées à l'hôte par un siphon normal.

Sans doute une importante mortalité de larves I a-t-elle été constatée mais elle n'est pas propre aux larves infestant des hôtes *Eurygaster* en estivation (cf. SAZONOVA 1960 : 41 et Sect. A 4 *supra*).

Je déduis donc de l'ensemble des faits que les larves de PHASIIINAE sont susceptibles d'une implantation parfaitement normale chez l'hôte imago en estivation.

2° STADE ATTEINT CHEZ L'HÔTE EN ESTIVATION - Les données des auteurs sur ce point sont très insuffisantes et je ne dispose pratiquement pas d'observations personnelles.

FEDOTOV (1947) et RUBTZOVA (1947), qui ont tenu - à tort (v. *supra*) - *Phasia subcoleoprata* et *Helomyia lateralis* comme hivernant à l'état de pupes dans le sol durant l'inactivité de l'hôte *Eurygaster*, n'ont évidemment pas soupçonné la question.

KAMENKOVA (1956 : 326) ne pouvait pas davantage s'en inquiéter, car elle admet que, durant la période estivo-automnale, les parasites d'*Eurygaster* infestent des hôtes de complément. Ceci est vrai - en gros - pour *Phasia subcoleoprata*, mais non pour *Chryseria helluo*, car les *Graphosoma* hôtes de complément prétendus de cette espèce sont, en réalité, les hôtes de *Glyptophasia dahmalica* (KAMENKOVA n'a pas su distinguer les deux mouches).

VIKTOROV (1960 a : 104 et 1960 b : 231) a résolu le problème pour *Chr. helluo* en admettant que cette espèce reste à l'état de larve II dans son hôte durant tout l'été, l'automne et l'hivernage. Ceci me paraît bien peu probable, car je possède en collection des *Chr. helluo* récoltées en juillet (en France) et même en septembre (Vladivostok). Je crois plutôt que *Chr. helluo* présente, dans les stations d'estivation de l'*Eurygaster*, une génération qui aurait échappé à VIKTOROV, dont les observations les plus tardives sont celles du mois d'août (1960 b : 233, tabl. 9). En effet, même si *Chr. helluo* est très spécifique des *Eurygaster*, les imagos d'une telle génération ont toujours la possibilité d'infester de nouveaux hôtes, l'estivation n'impliquant, comme on l'a vu, ni une totale inactivité des punaises, ni un obstacle à l'installation des larves parasites.

En ce qui concerne le parasitisme de *Phasia subcoleoprata* et *Ectophasia crassipennis* s.l. dans les *Eurygaster* en estivation, VIKTOROV (1960 a : 116, n. 1 et 1960 b : 233, tabl. 9), arguant de la faiblesse des taux d'infestation, a éludé le problème.

Finalement, seules demeurent utilisables l'observation, par MORRIS (1929 b : 150), de larves de *Gymnosoma* atteignant leur maturité chez *Dolycoris baccarum* en estivation, et la description, par ПЛОТНИКОВ (1926 : 253), du parasitisme de *G. clavata* (sub. nom. *rolundatum* L.) chez *D. penicillatus*. Cette dernière se rapporte expressément à l'action de la mouche sur l'hôte dans ses gîtes d'été et l'auteur fait état d'un développement larvaire d'une durée de 8 jours, ce qui étaye les raisons de douter de l'opinion de VIKTOROV relative à *Chr. helluo*.

(1) Ceci confirme bien - les punaises n'ayant pu être infestées qu'à l'occasion d'une sortie - que l'inactivité de l'hôte en estivation n'est pas totale.

Mes observations sur les *Ectophasia* parasites d'*Eurygaster* en estivation ayant porté sur un début d'infestation, je n'ai pu m'assurer de la possibilité pour les larves d'achever leur développement dans ces punaises. Je dois indiquer, toutefois, que la plus âgée des larves était volumineuse, très grasse, avec un tube digestif bien coloré; par ailleurs, la présence simultanée d'œufs frais et de nombreuses larves II indique une évolution rapide — donc normale — de l'infestation.

Vu l'ensemble des données, il semble permis de considérer les larves de PHASIINAE comme susceptibles d'un rythme normal de développement chez l'hôte imago en estivation.

Cette conclusion et les précédentes s'accordent parfaitement avec celle établie à propos de l'hivernage : le développement des larves de *Phasiinae* dans un imago d'Hétéroptère d'espèce convenable dépend moins de l'état de l'hôte que des conditions extérieures.

C — DÉVELOPPEMENT POST-PARASITAIRE

L'abandon de l'hôte, la vie nymphale et l'imaginalisation représentent trois aspects essentiellement différents du développement des *Phasiinae*. Je les étudie néanmoins dans une même section, car j'estime que la larve III cesse d'être parasite dès le moment où elle se prépare à quitter son hôte et je ne considère pas l'imago comme libre dans la nature avant qu'il puisse voler et s'alimenter.

1. — ABANDON DE L'HÔTE

a — Conditions de l'abandon de l'hôte

Les larves de *Phasiinae* n'abandonnent l'hôte que lorsqu'elles sont parvenues depuis un certain temps au stade III. Ce départ, qu'elles effectuent par leurs propres moyens, est indispensable à la poursuite de leur développement.

La prétendue pupaison dans l'hôte, suivie de l'expulsion du puparium par la punaise est une interprétation malencontreuse de DUFOUR (1827 : 256); dès les recherches de KÜNCKEL (1878 : 385), l'on a su que seule la larve pouvait quitter l'hôte.

FEDOROV (1947 : 54) mentionne des « puparia » morts dans l'hôte qui ne représentent que des larves III détachées du siphon, mortes sans avoir pu sortir de la punaise et dont le tégument, anormalement foncé et épais, n'a cependant pas subi la mue nymphale (*). J'ai observé ce genre d'échec du développement chez certaines *Clytiophasia dalmatica* parasites d'*Eurygaster*.

(*) Selon SCHORR (1957 : 579), la larve de *Gymnosoma brachypellae* (sub nom. « Verbeckei ») « verpuppt sich im Wirt »; j'interprète ces dires comme ceux de ФЕДОРОВ.

L'état de l'hôte ne paraît pas influencer sur le départ des larves. En effet, des larves III parfaitement viables peuvent quitter aussi bien des hôtes vivants que des punaises mortes depuis quelques heures ou tout un jour (DRAKE 1920 : 73; O'CONNOR 1950 : 65 et nombreuses observations personnelles). De plus (v. Sect. A), un même parasite peut abandonner ses hôtes en laissant leurs viscères dans tous les états possibles, depuis une complète intégrité (d'où, le cas échéant, possibilité de développement d'un second *Phasiinae*, cf. Chap. XI) jusqu'à un total épuisement. Enfin, un même Hétéroptère peut convenir au développement d'espèces qui, en des circonstances données, se comportent différemment sous le rapport de l'épuisement de l'hôte.

L'état des larves, par contre, conditionne assurément le moment de leur départ. La preuve en est, comme je l'ai constaté, après OTTEN (1943 : 138), que les larves III encore liées au siphon ne réussissent que rarement, lorsqu'on les extrait de l'hôte, à former un puparium typique et viable. Des recherches ultérieures devront donc s'attacher à définir les caractéristiques physiologiques de la larve mère et leur rôle dans l'abandon de l'hôte, nonobstant l'état de ce dernier.

Les facteurs externes ne paraissent déterminer l'abandon de l'hôte qu'indirectement, selon la vitesse qu'ils impriment au développement larvaire.

b - Préliminaires de l'abandon de l'hôte

Quelles que puissent être ses caractéristiques profondes, la maturité des larves III se traduit par diverses manifestations régulières ou facultatives précédant l'abandon de l'hôte.

Les phénomènes réguliers ressortissent au comportement de la larve. En premier lieu, celle-ci se détache du siphon respiratoire qui demeurera dans la punaise, comme l'on sait depuis DUFOUR (1827 : 258). En second lieu, elle devient mobile dans l'abdomen de l'hôte où elle peut, éventuellement, se retourner; simultanément, son extrémité céphalique et ses crochets buccaux témoignent d'une grande mobilité. Le déterminisme de ces comportements, nouveaux pour la larve, est inconnu.

Les phénomènes facultatifs sont liés à la physiologie trophique de la larve. Il s'agit, tout d'abord, d'une stéatophagie ou d'une sarcophagie, plus ou moins intenses, et parfois nulles, précédant de peu l'abandon du siphon. Ces modifications de régime, dont la larve ne tire guère de profit (cf. Sect. A), pourraient correspondre simplement à l'acquisition de nouvelles possibilités mécaniques (grande mobilité de l'extrémité antérieure); elles interviendraient lorsque l'hémolymphe de l'hôte devenue insuffisante ne satisfait plus le réflexe de déglutition de la larve.

Le second phénomène, plus facultatif encore, car il suppose le premier, est le rejet d'un cordon de déjection. Le cordon de déjection des *Phasiinae* n'a été signalé, sans aucun détail d'ailleurs, que par BEARD (1940 : 642), comme une « trail of fecal matter » abandonnée dans le thorax de l'hôte par *Trichopoda pennipes*.

Quoique mes observations à ce sujet n'aient pas été très systématiques, je crois que tous les *Phasiinae* — pour autant qu'ils deviennent à l'occasion stéatophages ou sarcophages — peuvent rejeter de tels cordons, car j'ai

constaté ce phénomène de la part d'espèces aussi différentes que *Weberia incrassata*, *Phasia subcoleoprata*, *Allophora hemiptera*, *Helomyia lateralis*, *Chryseria helleo*, *Heliozeta pellucens*, *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, les diverses *Gymnosoma* et *Cystogaster globosa*.

Le rejet du cordon de déjection a lieu hors du siphon, avant que la larve III ait quitté celui-ci, ce qui est possible car seule la partie postérieure du dernier segment, à l'arrière de l'anus, s'insère dans le siphon. Il représente, et encore facultativement, la seule manifestation du fonctionnement de l'anus au cours de toute la vie larvaire des *Phasiinae*.

Les cordons de déjection typiques sont continus, bien délimités par une fine membrane translucide, longs de plusieurs centimètres (7 cm chez *Phasia subcoleoprata*) et de diamètre variable, selon la taille de la larve (200-300 μ chez *Ph. subcoleoprata* et *Helomyia lateralis*). En raison même du caractère facultatif de leur rejet, ils peuvent cependant être plus courts et diversement fractionnés ou diffus. Leur contenu, plus ou moins granuleux ou dense, peut renfermer des gouttelettes huileuses et il reproduit très souvent la coloration des viscères de l'hôte consommés par la larve; par exemple, chez un *Dolycoris* ♂, un cordon du plus beau rouge correspond à la consommation d'un canal déférent.

Le cordon rejeté dans l'hôte se replie plusieurs fois sur lui-même entre les masses musculaires du métathorax ou dans la base de l'abdomen de la punaise.

c - Mécanisme de l'abandon de l'hôte

Les auteurs dont les dires impliquent l'observation de larves III sortant d'hôtes préimaginaux ne décrivent pas l'opération, que je n'ai, pour ma part, jamais constatée et dont je doute absolument (v. Sect. B). Les données acquises sur l'abandon de l'hôte se rapportent donc toutes à des Hétéroptères adultes; elles concernent pour la plupart le point d'effraction; l'observation des manœuvres d'effraction est rapportée ici, pour la première fois.

1° POINT D'EFFRACTION DES LARVES - Quelques auteurs ont signalé de singuliers points d'effraction des larves III de *Phasiinae*.

ROBINEAU-DESVOIDY (1846 : 356) prétend avoir « recueilli des *Gymnosomes* qui venaient de sortir par un trou pratiqué au corselet de *Pentatomes* piqués dans une boîte »; il précise ultérieurement (1863 : 191) avoir obtenu *G. rotundata* « d'une larve ayant vécu dans le corps d'un *Pentatomite* non déterminé ». Tout ceci est bien confus, mais il apparaît que si l'auteur a obtenu la sortie d'une *Gymnosoma* par le pronotum (? à l'avant) de son hôte, ce fut le fait d'une larve et une fois seulement.

WEED & CONNADI (1902 : 21) indiquent que la larve de *Trichopoda pennipes* sortant d'*Anasa tristis* « burrows its way out of the body of the host, commonly appearing through a hole which it makes near the posterior end but in some cases near the thorax ».

LEONARD (1916 : 236) signale la sortie d'une larve de « *Phorantha occidentis* » d'un imago du Miride *Leptopterna dolabrata* (L.) par un « large hole... formed in the center of the abdomen »; ni le côté, ventral ou dorsal, de la sortie, ni le sexe de l'hôte ne sont précisés.

LODOS (1952 : 26) avance que les larves de *Phasia subcoleoprata* quittent *Eurygaster integriceps* « par voie de hypopygidium et plus rarement par sa tête ».

Aucune des observations que j'ai pu effectuer ne vérifie tel ou tel de ces dires; toutes indiquent la généralité des deux modalités d'abandon de l'hôte, propres chacune à l'un de ses sexes, et que je rappelle ci-après⁽¹⁾.

α) *Abandon d'un hôte mâle* - L'abandon d'un Héteroptère ♂ par une larve de *Phasiinae* a été décrit convenablement par BEARD (1940 : 642), FEDOTOV (1944 : 135 et 1947 : 51, sous réserve des précisions de ma Contr. III : 226) et VIKTOROV (1960 : 104).

Sous la pression de la larve, les urites VIII et IX (pygophore) de l'hôte sont repoussés vers l'arrière, solidairement ou séparément, et les membranes intersegmentaires VII-VIII et VIII-IX tendues se trouvent offertes aux crochets buccaux du parasite. Dans la plupart des cas, celui-ci déchire la membrane intersegmentaire VII-VIII, dorsalement, ventralement ou latéralement. J'ai néanmoins observé des sorties par la membrane VIII-IX.

Quoiqu'il puisse, dans les cas de survie prolongée de l'hôte, se retrouver normalement télescopé dans les urites antérieurs, le pygophore d'un ♂ ainsi abandonné demeure, le plus souvent, saillant vers l'arrière. Quelquefois même, la déchirure est telle qu'il se détache entièrement - seul ou avec l'urite, VIII - de l'abdomen de la punaise (FEDOTOV 1947 : 54, confirmé!), mais cette mutilation m'a semblé rare.

β) *Abandon d'un hôte femelle* - L'abandon d'un Héteroptère ♀ par une larve de *Phasiinae* a été décrit convenablement par PANTEL (1910 : 125, sous réserve des précisions de ma Contr. III : 226-227) et par BEARD (1940 : 642).

Sous la pression de la larve, tout le bloc génital ♀ (urite VIII et suivants) se trouve repoussé vers l'arrière et saillant, ses diverses pièces (gonocoxites, etc.) ayant tendance à s'écarter considérablement les unes des autres.

La déchirure, toujours ventrale, se produit alors, soit dans le fond de la chambre génitale, avec sortie de la larve entre les gonocoxites, soit juste à l'arrière du sternite VII et, dans les deux cas, plus ou moins médianement ou latéralement.

J'ai déjà donné des exemples de sortie à l'arrière du sternite VII (Contr. XV : 69-71) et j'en ai vu d'autres depuis, y compris chez des hôtes *Pentalomoidea* (*Eurygaster* parasités par *Clytiophasia dalmatica*). La sortie par la vulve, c'est-à-dire entre les gonocoxites, me paraît cependant plus fréquente, du moins chez les hôtes que j'ai le plus souvent examinés et dont les genitalia ♀♀ sont de type « plaques génitales » (DUPUIS 1955 a : 210).

Dans les cas de sortie de la larve à l'arrière du sternite VII, la membrane intersegmentaire étroite subit une lésion sévère, telle que le bloc génital entier, repoussé vers l'arrière, ne puisse jamais retrouver sa position. Dans l'autre cas, les plaques génitales peuvent reprendre leur position initiale, à moins que l'hôte ne soit déjà mort lors du départ de la larve.

2° MANŒUVRES D'EFFRACTION DES LARVES - La sortie des larves de *Phasiinae* représente toujours une effraction directe, de la cavité générale de l'hôte vers l'extérieur.

(1) DRAKE (1920 : 66), HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25), O'CONNOR (1950 : 68) et divers auteurs cités dans mes précédentes études de la question (Contr. I : 307-308, III : 225-227, VIII : 505-506) ont effectué des observations probablement identiques aux miennes. Malheureusement, faute d'avoir prêté une attention suffisante à la morphologie des hôtes (v. à ce sujet DUPUIS 1955 a), ils les ont rapportées en termes trop imprécis pour qu'elles soient utilisables.

Qu'elle ait ou non commis des dégâts sarcophages ou « brouté » le corps gras de la paroi ventrale de l'hôte, la larve III s'insinue vers l'arrière de l'Hémiptère dont elle repousse les parties mobiles du squelette externe. Agitant simultanément sa tête avec beaucoup de vigueur (6 observations *de visu*), la larve finit par infliger à la membrane intersegmentaire qui s'offre aux coups de ses crochets buccaux une déchirure relativement petite, précédée d'une hernie si la membrane est souple.

Dès que les crochets buccaux apparaissent à l'extérieur, les événements vont très vite et, en 15 à 50 secondes, par une série de mouvements « péristaltiques » la larve s'évade de la punaise.

L'exiguïté de la déchirure, l'absence d'hémorragie de la part de la punaise indiquent une blessure légère, ce que confirme d'ailleurs la longue survie de certains hôtes (*v. d infra*).

En cas de blessure latérale, le côté de la sortie de l'hôte ne correspond pas obligatoirement au côté d'insertion du siphon, ce qui tient simplement à la mobilité de la larve.

L'abandon de l'hôte peut échouer (larves restant emprisonnées par la partie postérieure dans les tissus de l'Hémiptère, cf. FEDOROV 1947 : 54, GALICHET 1956 : 39 et 1 cas personnel; plus fréquemment, larves mourant dans la punaise sans pouvoir l'abandonner). Une proportion de 9 échecs sur 27 cas (GALICHET *l. c.*) ne constitue assurément pas la règle.

d - Sort des hôtes après le départ des parasites

Seul VIKTOROV (1960 : 112) a mentionné des possibilités de survie prolongée des Héteroptères après le départ des parasites. Le silence, sur ce point, des auteurs de dissections signifie surtout qu'ils n'ont pas su diagnostiquer, à l'aide des exuvies, siphons, cordons de déjection et dégâts de castration, les punaises abandonnées par une larve III.

J'ai, pour ma part, récolté, dans la nature, 49 hôtes abandonnés par une telle larve; certains hébergeaient encore une seconde larve (cf. Chap. XI), d'autres ont survécu au laboratoire 2 ou 3 mois. Dans le même matériel, j'ai récolté, par ailleurs, 266 larves III vivantes ou mortes dans l'hôte. Ceci indique la possibilité d'une survie après départ du parasite d'au moins 15 % des hôtes chez lesquels les larves de *Phasiinae* atteignent le stade III.

A côté de ces survies certaines, j'ai constaté, consécutivement au départ des parasites, de nombreux cas de mort immédiate des hôtes (voire d'abandon *post-mortem*) et de mort dans les 24 ou 48 heures.

Il m'est difficile de préciser les causes de telles différences, car j'ai disséqué, immédiatement après le départ des parasites, de nombreux hôtes encore vivants. Conformément à ma précédente discussion de la question (Contr. III : 227-228), il m'apparaît que ces différences ne tiennent obligatoirement, ni à l'espèce de l'hôte, ni à celle du parasite, malgré les présumptions contraires de JOURDAN (1935 a : 84). J'ai, en effet, observé la survie naturelle d'hôtes fort divers (*Eurydema oleracea*, *Dolycoris baccarum*, *D. numidicus*, *Aelia acuminata*, *Palomena prasina*, *Arma custos*, *Graphosoma italicum*, *Carpocoris pudicus*, *Elasmucha grisea*, *Acanthosoma haemorrhoidale*, *Mesocerus marginatus*, *Lygaeus pandurus*, etc.) abandonnés par des parasites aussi différents que *Leucostoma sp.*, *Cylindromyia brassicaria*, *Helomyia*

lateralis, *Brumplalophora aurigera*, *Subclytia rotundiventris*, *Clytiomyia continua*, *Gymnosoma dolycoridis*, etc.

D'ailleurs, dans des couples hôte/parasite similaires, le sort de l'hôte peut être radicalement différent. On comparera, à titre d'exemple, deux *Dolycoris numidicus*, morts à la fin de l'hivernage, dès le départ de larves de *Gymnosoma dolycoridis* et *Cylindromyia brassicaria* et deux *D. baccarum* abandonnés, avant leur capture les 2 octobre et 15 septembre, chacun par une larve de ces espèces et qui vécurent encore 87 et 60 jours en captivité.

Il est donc probable que le sort des hôtes dépend essentiellement, conformément à mon interprétation précédente (*l. c.*), de l'état dans lequel ils se trouvent après le départ des larves III, état extrêmement variable comme on l'a vu ci-dessus (Sect. A). Le fait que l'hôte soit abandonné avant ou après l'hivernage, pourrait avoir une importance capitale; les relations de taille du parasite et de l'hôte et le sexe de ce dernier seraient également à considérer.

2. — DÉVELOPPEMENT NYMPHAL

La formation du puparium a toujours lieu hors de l'hôte (v. *l. supra*); une phase ambulatoire assez longue peut la précéder. J'étudierai cette courte période transitoire, avant d'examiner sommairement la biologie proprement nymphale.

a - La larve libre et la formation du puparium

Les larves III de *Phasiinae* sortant d'hôtes en activité tombent à terre (cf. PISSOT, 1888 : cxcv, observation dans la nature) et la formation du puparium se produit dans le sol comme l'indiquent la récolte de puparia au pied des plantes nourricières des hôtes (BEARD 1940 : 634, 642). D'après les « laboratory observations » de HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) ou de DRAKE (1920 : 66), l'enfoncement dans le sol serait immédiat.

Dans un cas de larve III de *Clytiophasia dalmatica* sortie d'une *Eurygaster hollentota* morte, j'ai constaté, au laboratoire, la pupaison dans la terre, au contact du cadavre de l'hôte, ce qui confirme une immobilisation immédiate de la larve dans le sol.

L'on ne possède pas d'informations sur la rapidité de pupaison des larves qui sortent d'hôtes en fin d'hivernage, mais il est certain que, dans ce cas, le phénomène se produit également dans le sol (JOURDAN 1935 b : 117, FEDOTOV 1947 : 51, RUBTZOV 1947 : 91).

Le puparium se forme à peu de profondeur (2,5-2,7 cm chez *Clytiomyia continua*, KHLEBNIKOVA 1927 : 208; 1 inch chez *Trichopoda pennipes*, BEARD 1940 : 643); chez *Clytiophasia dalmatica*, je l'ai trouvé affleurant à la surface de la terre par son pôle antérieur.

En dehors de ces observations, qui reflètent à peu près la situation dans la nature, j'ai obtenu, au laboratoire, quantité de puparia dans des récipients métalliques ou en verre, sans aucun sol, ou avec pour substrat

du sable très meuble ou des débris végétaux. Dans ces conditions, on peut recueillir des puparia normaux, ainsi que BEARD (*l. c.*) l'a déjà remarqué, mais la larve témoigne alors d'une très grande mobilité au sortir de l'hôte. Elle peut déambuler durant quelques heures (DRAKE 1920 : 73) mais souvent beaucoup plus et parfois tout un jour (OTTEN 1943 : 138 et plusieurs observations personnelles) avant de s'immobiliser et de prendre forme de puparium.

L'on peut donc penser qu'une pupaison immédiate ou rapide exige la présence d'un sol normal.

Dans un cas, toutefois, j'ai constaté qu'une larve III de *Weberia incrasata*, prenait, malgré l'absence de sol, la forme de pupe dans les quelques minutes suivant sa sortie de l'hôte. Ce Diptère ayant pour hôtes des Cyclonides sabulicoles, il est permis de se demander si les larves des *Phasiinae* qui, en raison de leur spécificité parasitaire, émergent de l'hôte dans des sols meubles ne possèdent pas une faculté de pupaison immédiate en toutes occurrences.

De nouvelles observations et des expériences s'imposent pour l'étude de l'influence, du substrat, de l'éclairement et des motivations internes de la larve sur la pupaison.

La formation proprement dite du puparium présente tous les traits ordinaires chez les Diptères Cyclorhaphes. La forme extérieure est la première acquise; elle varie beaucoup au sein d'une espèce (puparia diversement aplatis; extrémité postérieure plus ou moins effilée, courbée ou déviée et à manchons stigmatiques variablement écartés ou jointifs); en général, la surface du puparium est unie; les puparia annelés demeurent souvent stériles, sans qu'il s'agisse là d'une règle absolue (cf. RUBTZOVA 1947 : 91, 98). L'acquisition progressive de la coloration brune et de la consistance coriace peut demander jusqu'à 5 ou 6 heures.

b - Biologie nymphale

1° DURÉE DU DÉVELOPPEMENT NYMPHAL. - L'observation de la durée du stade nymphal des *Phasiinae* est aisée et les données correspondantes abondent. Je ne les rapporterai pas toutes, car l'on pourra retrouver bon nombre d'entre elles en consultant les auteurs d'élevages cités au Chap. IV.

Les plus courtes durées observées sont de 5 à 8 jours (MILLIKEN & WADLEY 1923 : 30, VASSILIEV 1913 : 44, JOURDAN 1935 a : 83, ZWÖLFER 1932 : 185, PLOTNIKOV 1926 : 253, TISCHLER 1938 : 351); les plus longues atteignent ou dépassent de peu un mois (WORTHLEY 1924 : 12, TISCHLER 1939 a : 279, DUFOUR 1827 : 250); les plus courantes vont de 15 à 20 jours. MICHALK rapporte, pour *Phania vittata*, le cas d'une pupe ayant vécu 75 jours (1938 a : 258), contre 18 jours dans un autre cas (1933 : 130); ceci représente la plus grande marge de variation publiée quant à la durée du développement nymphal d'un *Phasiinae*.

Mes propres observations, rapportées dans le Tabl. N, confirment les marges de variation de la durée du développement nymphal déjà connues. Le cas de *Clytiophasia dalmatica* retiendra l'attention car il rappelle la longue durée mentionnée par MICHALK (*l. c.*) dans le cas de *Phania vittata*.

D'une façon générale, cependant, la vie nymphale des *Phasiinae* demeure courte et c'est l'une des raisons pour lesquelles l'hivernage à l'état de puparium m'a paru exclu (cf. Sect. B).

TABLEAU N
DURÉE DU DÉVELOPPEMENT NYMPHAL (1)

| ESPÈCES DE <i>Phasiinae</i> | NOMBRE DE CAS | DURÉE EN JOURS |
|---|---------------|----------------|
| <i>Dionaea forcipata</i> | 1 | 13 |
| <i>Leucostoma meridiana</i> | 2 | 10-13 |
| <i>Leucostoma analis</i> s. str. | 7 | 7-20 |
| <i>Cylindromyia brevicornis</i> | 1 | 14 |
| <i>Cylindromyia pilipes</i> | 1 | 11 |
| <i>Cylindromyia brassicaria</i> | 5 | 14-27 |
| <i>Weberia incrassata</i> | 1 | 11 |
| <i>Phasia subcoleoptrata</i> | 3 | 18-21 |
| <i>Brunptalophora aurigera</i> | 1 | 21 |
| <i>Allophora hemiptera</i> | 2 | 25-30 |
| <i>Helomyia lateralis</i> | 6 | 8-21 |
| <i>Heliozeta pellucens</i> | 1 | 11 |
| <i>Clytiomyia continua</i> | 3 | 7 |
| <i>Clytiophasia dalmatica</i> | 10 | 29-40 |
| <i>Ectophasia rostrata</i> | 8 | 10-18 |
| <i>Ectophasia rubra</i> | 2 | 17-19 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 8 | 9-15 |
| <i>Gymnosoma desertorum</i> | 1 | 23 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 12 | 10-22 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 1 | 11 |
| <i>Cystogaster globosa</i> | 2 | 7-11 |

(1) Les observations de ce tableau (en majorité inédites, mais, pour certaines, reprises de mes Contr. I : 310, III : 205, 213, XV : 71 et XXI : 71) se rapportent à des *Phasiinae* élevés d'hétéroptères infestés dans la nature ou *in vitro* et dont les dates d'abandon de l'hôte et d'émergence imaginale ont été notées avec soin. Je ne précise pas les conditions du développement (à la température du laboratoire ou à l'étuve) car je n'entends donner ici que des indications sur les possibilités de durée de la vie nymphale de quelques espèces.

2° DIVERS ASPECTS DU DÉVELOPPEMENT NYMPHAL — Les informations concernant des aspects de la vie nymphale autres que sa durée sont rares. On notera celles qui suivent.

La larve de mouche, transformée en puppe, rejette son armature bucco-pharyngienne de stade III; cette armature se retrouve alors — comme chez la plupart des Cyclorrhaphes (cf. KEILIN 1915 : 87) — couchée sur le côté dans la partie antérieure du puparium; toutefois, dans deux puparia (l'un de *Leucostoma analis* — cf. Contr. XV, fig. 20, l'autre de *Weberia incrassata*), je l'ai trouvée ouverte, les deux parties droite et gauche étalées.

La mouche est complètement formée dans le puparium (où l'on distingue ses phanères par transparence) quelques jours avant d'éclore. S'il s'agit d'une ♀, elle peut même, à l'éclosion, renfermer quelques œufs mûrs (cf. Chap. VI).

Une bonne humidité paraît nécessaire au développement nymphal, ainsi que d'autres chercheurs l'ont mentionné (HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 25, BEARD 1940 : 643, O'CONNOR 1950 : 65, GALICHET 1956 : 40); j'ai personnellement obtenu, avec mon système d'incubation à saturation, des résultats meilleurs qu'avec tout autre.

Divers auteurs ont constaté des échecs du développement nymphal dans des proportions non négligeables (OTTEN 1943 : 138, BEARD *l. c.*, GALICHET *l. c.*, O'CONNOR 1950 : 69) sans toutefois préciser le stade auquel ils se produisent et leurs causes probables. J'ai relevé ces échecs aux stades initiaux et terminaux du développement : le contenu du puparium se dessèche alors qu'il est encore entièrement amorphe ou, au contraire, la mouche totalement formée ne parvient jamais à sortir du puparium.

Une cause d'échec importante, en élevage du moins, résulte du développement de mycoses épidémiques (frappant les puparia ou, à terme, les imagos qui naissent plus ou moins paralysés); je recommande, pour cette raison, l'élevage des puparia isolés (cf. Chap. I).

J'ai observé trois fois une cause d'échec plus singulière. Dans deux cas (*Chryseria helluo* et *Clytiophasia dalmatica*), la larve III n'ayant jamais rejeté son armature bucco-pharyngienne, il s'était développé un imago acéphale, fort peu différencié, avec 6 moignons de pattes et 2 moignons d'ailes. Dans le troisième cas (*Chr. helluo*), la larve n'avait rejeté que ses crochets buccaux, les parties postérieures de l'armature demeurant en place; il s'était alors développé un monstre endocéphale (formation à l'intérieur de l'insecte d'une tête sans yeux, mais avec une trompe), à ailes, thorax, pattes et abdomen parfaitement différenciés; l'abdomen renfermait même 5 œufs mûrs normaux. J'ignore les causes de ces phénomènes tératologiques qui entraînent, bien entendu, la non-éclosion des puparia.

Les Périlampides hyperparasites étudiés au Chap. XI représentent des ennemis encore trop peu connus des puparia.

3. — ÉMERGENCE IMAGINALE ET IMAGINALISATION

Les faits liés à l'émergence imaginale et à l'imaginisation des *Phasiinae* ne diffèrent apparemment pas de ce que l'on peut observer chez d'autres Tachinaires (cf. par ex. FINCK 1939 : 111) et sans doute chez nombre de Cyclorrhaphes. Je n'évoquerai donc que brièvement mes observations et celles des auteurs.

a - Émergence imaginale

La rupture de l'extrémité antérieure du puparium se produit sous l'action du ptilinum de la jeune mouche (cf. DRAKE 1920 : 68, fig. 24 a). L'insecte sort ses pattes les unes après les autres et, s'étant extrait du puparium (où il a souvent rejeté une goutte d'excreta), commence à déambuler activement. Il paraît doué d'un géotactisme négatif et c'est pourquoi je réalise mes élevages de pupes dans les fioles renversées (cf. Chap. I).

Les circonstances qui déterminent l'émergence imaginale - la mouche étant parfaite dans le puparia quelques temps avant d'éclore - sont vraisemblablement banales.

Exception faite de deux cas d'émergence d'*Ocypteruta pusilla* le soir (OTTEN 1940 : 326), la sortie des imagos hors des puparia se produit en général le matin, comme chez la plupart des Tachinaires. C'est ce que toutes mes observations suffisamment précises m'ont permis de constater, c'est ce que rapportent OTTEN (1943 : 138), pour *Leucostoma* sp., et tous les auteurs qui ont étudié *Trichopoda pennipes* (DRAKE 1920 : 74, BEARD 1940 : 633, O'CONNOR 1950 : 66-67, WILSON & SNOWBALL 1959).

L'influence, sur l'émergence, du relèvement matinal de la température un jour donné est certainement déterminante. WILSON & SNOWBALL (*l.c.*) n'écartent cependant pas une période préférentielle prédéterminée d'éclosion et un conditionnement possible dans les jours qui précèdent. Par ailleurs, des émergences ayant suivi, dans certains de mes élevages, un relèvement de l'humidité, je pense que ce facteur serait à considérer. La question, dans son ensemble, mérite attention car l'on n'a pas encore expliqué les imaginalisations en masse de certaines espèces, localement et un jour donné, phénomène bien connu - intuitivement s'entend - de tous les Tachinologistes de terrain.

b - Imaginalisation

Je désigne sous le nom d'*imaginalisation* l'ensemble des processus (Aushärtung, Ausfärbung) qui suivent immédiatement l'émergence imaginale et permettent à la jeune mouche d'acquiescer, avec ses formes, consistances et colorations définitives, la faculté de voler, de s'alimenter et de s'accoupler.

Les seules données publiées, à ce sujet, quant aux *Phasiinae*, concernent *Trichopoda pennipes* et sont dues aux auteurs déjà cités à propos de l'émergence. DRAKE (1920 : 74) estime à une demi-heure ou plus, le temps nécessaire à l'imaginalisation de cette espèce; O'CONNOR (1950 : 67) admet que la coloration définitive est acquise en une heure ou deux. L'on a vu au Chap. VI, Sect. C, que ces auteurs et BEARD ont constaté des accouplements dans les deux heures suivant l'émergence imaginale.

A l'exception de ce qui concerne l'accouplement et qui, à mon avis, relève de cas extrêmes, ces données sont conformes à mes observations (sur *Phasia subcoleoprata*, *Clytiophasia dalmatica*, etc.). J'ai noté, cependant, des imaginalisations en général un peu plus longues (jusqu'à 4 heures).

Je dois souligner que l'imaginalisation représente un processus complexe qui comprend (dans un ordre d'achèvement très variable selon les individus) les opérations suivantes :

- résorption progressive du ptilinum (il peut faire saillie par intermittence durant près de 3 heures);
- déplissement et élongation des ailes (cette opération, généralement rapide et précoce, n'est pas toujours absolument synchrone pour les deux

ailes; de plus, les ailes dépliées conservent longtemps une coloration opalescente et l'accrolement de leurs faces supérieure et inférieure n'est pas d'emblée parfait);

- redressement des macrochètes jusqu'alors couchées vers l'arrière;
- acquisition des colorations et consistance définitives (on notera qu'un imago, en apparence définitif, ne l'est pas toujours en réalité et que les mouches d'élevage ne doivent pas être sacrifiées, pour la collection, avant quelques jours; faute de cette précaution, leurs yeux s'affaissent, leur abdomen se déforme, etc.);
- rétraction télescopique de l'abdomen;
- géniculation de la trompe (cet appendice demeure assez longtemps informe et droit, dirigé vers l'arrière entre les pattes);
- chez les ♂♂, invagination antérieure du phallus dans la poche intersegmentaire et, ultérieurement, descente des testicules vers l'apex de l'abdomen.

Ce dernier point est à rapprocher du fait que les ♂♂ déjà âgés copulent plus volontiers et plus efficacement que les ♂♂ sitôt après l'émergence (cf. Chap. VI, Sect. C).

L'imaginalisation, comme toutes les autres phases du développement des *Phasiinae* peut connaître des échecs; les plus fréquents sont le non-déplissement des ailes et la sclérisation de pattes plus ou moins torsées; ces malformations sont purement accidentelles (humidité insuffisante lors de l'émergence) et ne résultent nullement de tare intrinsèques des insectes malformés car il est possible de conserver longtemps ceux-ci parfaitement vivants (un ♂ de *Gymnosoma clavata* ainsi mal constitué a vécu 21 jours).

RÉSUMÉ

Les données du présent chapitre intéressent la totalité du développement postembryonnaire (larvaire et nymphal) des *Phasiinae*.

Le développement des larves (seule phase parasitaire du cycle des *Phasiinae*) est suivi, en fonction des repères indiscutables que représentent leurs trois stades morphologiques successifs, d'une part dans le cas typique (*développement chez un hôte en activité*), d'autre part dans certains cas particuliers (*développement chez des hôtes préimaginaux et chez des hôtes imagos en estivation ou hibernation*).

J'ai pu préciser, avec quelque détail, la *position et le comportement des larves aux trois stades* (notamment les déplacements au stade I dans l'hôte), leurs relations respiratoires (siphon trachéen) et trophiques avec l'hôte. J'ai accordé une attention particulière aux deux mues qui se produisent dans l'hôte, entre les stades I-II et II-III et aux durées absolues et relatives des trois stades. On notera que la mue I-II est indépendante de la formation du siphon respiratoire.

Sous le rapport de la *physiologie alimentaire*, il apparaît que les larves de *Phasiinae* (qui vivent dans la cavité générale de l'hôte) sont normalement plasmohématophages à tous les stades. La *stéatophagie* et la *sarcophagie* de la fin du stade III sont purement facultatives, de sorte que, dans un même couple hôte/parasite, les larves de *Phasiinae* peuvent abandonner les Hémiptères en laissant les viscères dans des états très divers, selon les individus, depuis une parfaite intégrité (compatible avec une survie prolongée) jusqu'à un total épuisement.

L'influence de l'hôte sur la rapidité, ou même la possibilité, du développement a été étudiée dans le cas des hôtes aux stades préimaginaux; il semble que ceux-ci imposent une stase du développement du parasite au stade II et que l'acquisition de relations respiratoires entre les deux partenaires ne se produise que lorsque l'hôte passe au stade imago.

L'hivernage a toujours lieu dans l'hôte; il est le fait, selon les cas, de larves au stade I ou au stade II. L'achèvement du développement des *Phasiinae* en fin d'hivernage peut être très rapide et il existe divers cas d'abandon fort précoce en saison des Hétéroptères par les larves III.

L'infestation des punaises en estivation et le développement des larves parasites dans ces hôtes ne paraissent présenter aucune particularité inhabituelle.

Les larves de *Phasiinae* ne subissent, à aucun stade, de diapause endogène.

Les phases post-parasitaires du développement des *Phasiinae* (abandon de l'hôte, vie nymphale, imaginalisation) n'avaient guère été examinées jusqu'alors, mise à part la durée de la vie nymphale.

J'ai pu préciser les circonstances qui accompagnent facultativement l'abandon de l'hôte (phase de sarcophagie, rejet d'un cordon de déjection) et décrire les mécanismes d'effraction de la larve en fonction du sexe des hôtes.

Selon les espèces et les circonstances, le développement nymphal peut durer de 7 à 40 jours; il est passible d'échecs nombreux (dûs aux malformations — par ex. endocéphalie, aux myeoses, aux parasites...).

L'émergence imaginale, d'un type banal pour les Diptères Cyclorhaphes, se produit le matin; je décris sommairement, pour mémoire, les processus subséquents d'« imaginalisation ».

CHAPITRE X

INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE

SOMMAIRE

| | |
|--|-----|
| INTRODUCTION | 311 |
| A - ACTIONS DIRECTES DIVERSES | 313 |
| 1 - Réactions de défense | 314 |
| 2 - Réactions d'obturation | 323 |
| B - SIPHON RESPIRATOIRE | 325 |
| 1 - Étude descriptive | 325 |
| 2 - Signification parasitologique du siphon | 330 |
| C - ACTIONS INDIRECTES DIVERSES | 334 |
| D - CASTRATION PARASITAIRE DES FEMELLES | 336 |
| 1 - L'activité ovarienne chez les Hétéroptères | 337 |
| 2 - Les faits de castration chez l'hôte femelle | 341 |
| 3 - Discussion | 347 |
| E - CASTRATION PARASITAIRE DES MÂLES | 349 |
| 1 - L'activité génitale mâle chez les Hétéroptères | 349 |
| 2 - Les faits de castration chez l'hôte mâle | 351 |
| 3 - Discussion sommaire | 353 |
| RÉSUMÉ. | 354 |

INTRODUCTION

L'action des larves de *Phasiinae* sur les Hétéroptères et l'action réciproque (1) des hôtes n'ont été que fort peu étudiées. La nature des relations hôte/parasite variant considérablement, dans tout le Règne animal, selon la position systématique des partenaires, il serait aventureux de vouloir combler cette lacune par un recours à des notions comparatives.

(1) J'ai utilisé les termes « action » et « réaction » presque indifféremment car tout couple hôte/parasite représente un système dans lequel l'activité de l'un des partenaires n'est décelable que par la réactivité de l'autre.

Les investigations originales qui s'imposent ne sont malheureusement pas toutes possibles, car les acquisitions contemporaines en biochimie, endocrinologie et physiologie des insectes ne sont guère applicables, dans l'immédiat, à l'étude des interactions dans le couple Hétéroptère/*Phasiinae*. Quant aux hôtes, la connaissance du milieu intérieur et l'analyse des chaînes d'actions métaboliques ou endocrines (endocrine chains, WIGGLESWORTH 1955) des imagos demeurent très incomplètes, en particulier chez les Hétéroptères phytophages, hôtes les plus courants des *Phasiinae*. Quant aux parasites, mes résultats qualitatifs (Chap. IX, Sect. A et B et XII, Sect. C) ne précisent pas encore suffisamment la physiologie et les exigences des larves de *Phasiinae*.

Vu, en outre, l'essai prématuré de BEARD (1940 : 646-653) sur les rapports physiologiques dans le couple *Anasa/Trichopoda*, je m'en suis donc tenu à des résultats descriptifs. Je n'ai introduit, entre les faits relatifs aux *Phasiinae* et ceux établis ailleurs, que des rapprochements qui s'imposaient avec évidence; je n'ai entrepris de discussion qu'autant que les auteurs avaient déjà formulé des hypothèses intéressantes.

Il peut s'ensuivre que j'exprime ci-après des opinions implicitement contenues dans des travaux antérieurs ou en contradiction avec leurs résultats. Dans l'un et l'autre cas, je n'aurai eu d'autre prétention que d'attirer l'attention sur ce que j'ai cru constater, me réservant d'approfondir les faits ultérieurement.

Malgré ces limitations, l'ampleur du sujet imposant encore un choix entre les questions à traiter, il m'a paru nécessaire de n'envisager que des interactions proprement parasitaires (¹).

Je crois, d'autre part, devoir écarter de mon étude les actions de l'hôte qui se traduiraient à terme dans l'imagos du parasite.

L'on attribue couramment à de telles actions au résultat *différé*, diverses influences sur la taille, la morphologie, le sexe, la fécondité, etc. des parasites entomophages et notamment des Hyménoptères (cf. SALT 1941). Certains Diptéristes (GIRSCHNER 1886 : 1-2; THOMPSON 1923 a : 230; STEIN 1924 : 2-3; MERCIER 1927 : 328; SÉGUY 1929 : 370, etc.) tiennent même la variabilité des Cyclorrhaphes parasites pour une conséquence de leur parasitisme protélien. Cette interprétation se heurte aux faits que les *Sarcophagidae*, *Calliphoridae*, et *Anthomyiidae* non parasites, ainsi que les Tachinaires oliphages sont tout aussi variables que les Tachinaires polyphages, et qu'en outre les ♂♂ d'un polyphage peuvent varier beaucoup plus que les ♀♀ qui ont cependant les mêmes hôtes (cf. p. ex. les *Ectophasia*).

En réalité, l'action de l'hôte est essentiellement un effet sur la taille du parasite et représente « merely a special case of the general problem of feeding and growth » (SALT 1941 : 241; v. aussi KEILIN 1915 : 82). La banalité de cet effet a été reconnue par PANTEL (1910 : 176-177), BARANOFF (1930 : 511), KANERVO & TALVITIE (1945 : 41) et démontrée expérimentalement par WEIDLING (1928 : 75 et tabl. p. 83).

Quant à la variabilité morphologique des *Oestro-muscaria*, elle indiquera simplement que ces Diptères représentent un groupe « en pleine évolution » (VILLENEUVE 1910 : 21), opinion implicite de BRAUER &

(¹) Avec PANTEL (1910 : 129), je ne considère pas « comme dégâts parasitiques ceux qui sont exercés pendant la période de sarcophagie » ou de stéatophagie, non plus que ceux consécutifs à l'effraction des larves III; ces phénomènes ont été examinés au Chap. IX.

BERGENSTAMM (1889 : 69) et l'une des convictions les plus justifiées de TOWNSEND (1915 a : 87) comme de VILLENEUVE (1924 a : 13).

Il n'est donc pas évident que les hôtes exercent à ternie, sur leurs Tachinaires parasites devenues adultes, des actions particulières, proprement parasitaires (1), aussi n'examinerai-je pas, dans ce mémoire, la question de la variation des *Phasiinae*.

En définitive, les seules interactions dont il convienne de traiter ici, comme indubitablement liées au parasitisme, sont des effets immédiats.

En dehors des études de BEARD (1940) et de FEDOTOV (1947) sur les *Phasiinae*, les meilleurs travaux tachinologiques sur le sujet demeurent ceux de PANTEL qui distingue des dégâts parasitaires *directs* (1910 : 129) et *indirects* (1912 : 115).

Cette distinction classique peut servir à ordonner la matière du présent chapitre. Cependant, en raison des particularités de certaines des interactions constatées, j'introduirai non pas deux sections, mais cinq, examinant les actions directes diverses, puis la question du siphon respiratoire, les actions indirectes diverses, puis la castration parasitaire des hôtes de l'un et l'autre sexe (2).

A — ACTIONS DIRECTES DIVERSES

Je qualifie de *directes* les actions parasitaires qui suscitent, aux points mêmes où elles s'exercent, des réactions *actives* au sens de PANTEL (1899 : 63), c'est-à-dire de caractère cicatriciel, hémocytaire ou mélanique.

Comme l'a souligné FEDOTOV (1947 : 63), les larves de *Phasiinae* laissent intacts les organes vitaux des Hétéroptères, n'exerçant d'action qu'au contact du tégument, des muscles ou du système trachéen, lors de la pénétration, des déplacements dans l'hôte ou de la fixation. Mais elles peuvent aussi subir dans l'hémolymphe des réactions de momification ou d'encapsulation (sur ce sujet en général, cf. MÉTALNIKOV 1933 : 215, PFLUGFELDER 1950 : 137, 142).

Les diverses réactions observables diffèrent selon leur nature (momification, réactions hémocytaires ou mélaniques), leur point d'application (téguments, muscles, trachées, hémocèle) ou leurs conséquences pour la larve parasite (encapsulation, cicatrisation, siphonogénèse (3)).

Afin d'étudier le siphon respiratoire d'une manière qui réponde à sa signification biologique, j'ai choisi de classer les faits selon ce dernier critère.

Je traiterai, tout d'abord, des réactions de défense; elles ressortissent d'ailleurs à des propriétés très générales des hôtes et leur connaissance facilitera l'examen des réactions d'obturation (2 *infra*) et de l'édification du siphon (Sect. B).

L'étude approfondie de toutes ces réactions supposerait une exacte connaissance descriptive et physiologique du milieu intérieur et des phé-

(1) V. encore au Chap. VI, Sect. A, la critique de RAKSHIPAL (1954).

(2) Pour les caractères externes des punaises parasitées, v. Contr. III : 209-210, DUPUIS 1952 b : 540 et Chap. I *supra*.

(3) Aucun des classements correspondants n'est pleinement satisfaisant; par exemple, la mélanisation d'une larve dans le siphon ou à son entrée dans l'hôte représente une réaction d'encapsulation aussi bien que de siphonogénèse ou de cicatrisation.

nomènes d'immunité chez les Insectes. Il y aurait donc une riche bibliographie à citer et à étudier plus complètement et méthodiquement que ne l'ont fait, pour extrapoler leurs données originales, les auteurs de travaux sur les réactions des Insectes aux agents pathogènes ou aux parasites. Mes observations relatives au seul cas des *Phasiinae* sont trop préliminaires pour justifier un tel appareil d'érudition dont on trouvera les éléments dans METCHNIKOFF (1892) et CUËNOT (1895 : 311-315, 321-325) pour les initiateurs, dans CODREANU (1939 : 181-186, 198-201, 220-227), PFLUGFELDER (1950 : 130-134, 136-153), SALT (1955 à 1960), LARTCHENKO (1956 : 14-24) et WIGGLESWORTH (1959) pour les contemporains. (1)

1. — RÉACTIONS DE DÉFENSE

La considération de cas naturels conduit à l'opinion courante que les réactions de défense des Insectes vis-à-vis des larves parasites sont intrinsèquement faibles. En fait, « parce que la défense des phagocytes se développe suivant la loi de la sélection naturelle et non à la suite d'un but prédestiné » (METCHNIKOFF 1892 : 231), les cas de parasitisme venus jusqu'à nous sont précisément, comme l'indiquait CUËNOT (1895 : 325), ceux qui n'entraînaient que peu de réactions de défense de la part des hôtes.

La seule méthode propre à révéler les capacités réactionnelles des Insectes réside donc dans l'implantation artificielle d'un parasite chez des hôtes étrangers à son *Wirtskreis* normal. Elle n'a guère été appliquée, les recherches sur la spécificité parasitaire des entomophages concernant plus souvent le *Wirtswahl* des ♀♀ que les exigences xéniques des larves (cf. Chap. XII, Sect. C).

Les données occasionnelles acquises sur les réactions aux larves de Tachinaires et surtout d'Hyménoptères témoignent cependant de l'intérêt de la question. Je les exposerai donc, avant de rapporter mes observations sur les réactions aux *Phasiinae* et de formuler quelques hypothèses de travail.

a - État actuel de la question

1° RÉACTIONS AUX LARVES DE TACHINAIRES - L'on admet classiquement (PANTEL 1910 : 159; HERTING 1960 : 22) que les réactions de défense des Insectes vis-à-vis des larves de Tachinaires sont limitées et n'entraînent que rarement la formation d'une capsule hémocytaire ou mélanique; SCHNEIDER (1950, tabl. p. 41) n'en rappelle qu'un seul cas.

En fait, l'encapsulation total ou partiel, définitif ou temporaire, d'une larve de Tachinaire - voire de *Rhinophorinae* - a été observé assez souvent chez des hôtes naturels ou expérimentaux (PANTEL 1899 : 68, 1910 : 159; THOMPSON 1913 : 559, 1930 a : 167, 1930 b : 566, 1934 : 433-435; ECKSTEIN 1922 : 63, 1930 : 571; STRICKLAND 1923 : 27-28, 1930 : 95; CLAUSEN & coll. 1933 : 23; MESNIL & D'AGUILAR 1945 : 32; TADIĆ 1955 : pl. X, fig. a; BILIOTTI 1956 : 63; 1958 a : 1242, 1958 b : 755; SCHORR 1957 : 579; BILIOTTI & VAGO 1961 : 3330).

(1) Il serait judicieux, dans une étude comparative plus générale, de tenir compte des réactions d'encapsulation des formations tumorales, à divers égards comparables à des parasites.

Cependant, nul n'a systématiquement étudié les réactions d'un même hôte à diverses Tachinaires ou de divers hôtes à une même Tachinaire et, mises à part celles de BILJOTTI, les observations demeurent des plus sommaires. Les auteurs n'ont mentionné les capsules (¹) que s'ils les trouvaient totales; ils n'ont guère précisé leur position et leur devenir dans l'hôte, ou l'existence de capsules partielles et de réactions mélaniques, ou encore l'état des larves encapsulées et leurs relations avec les divers tissus de l'hôte.

2° RÉACTIONS AUX HYMÉNOPTÈRES PARASITES — Les anciennes observations des réactions de défense vis-à-vis des Hyménoptères entomophages, résumées par PFLUGFELDER (1950 : 130-134) et par SCHNEIDER (1950, tabl. p. 41) concernent pour la plupart les *réactions d'hôtes normaux*. Elles s'attachent surtout à la description d'une modalité extrême et manifeste, l'encapsulation totale des parasites. Les actuelles investigations de l'école zurichoise (SCHLEGEL-OPRECHT 1953 : 269-279, WALKER 1959 et 1961, HADORN & WALKER 1960) présentent ces mêmes caractéristiques.

Un progrès décisif a été accompli grâce aux travaux de SALT (1955, 1956, 1957) qui, le premier, a réalisé systématiquement des cas expérimentaux et étudié les degrés possibles des réactions.

Introduisant, dans des Insectes très divers, des œufs de l'Ichneumonide *Nemeritis canescens* Grav., SALT met en évidence les faits ci-après :

- Certains hôtes ne manifestent aucune réaction et le parasite s'y développe normalement (1955 : 394).

- Les réactions peuvent présenter un ou plusieurs des trois aspects suivants :

- réaction hémocytaire (« phagocytic reaction », 1955 : 396; « haemocytic reaction », 1956 : 93, 95), c'est-à-dire agrégation, autour ou en certains points du parasite, de cellules sanguines formant une capsule d'épaisseur et d'étendue variables;

- réaction mélanique (« melanin deposition », 1955 : 396; « melanin reaction », 1956 : 93), c'est-à-dire formation en divers points du parasite d'épais dépôts noirs;

- momification (« shrivelling », 1957 : 178), c'est-à-dire réduction des dimensions et de la turgescence du parasite qui, finalement, se trouve totalement desséché.

- La réaction hémocytaire témoigne de degrés divers, la capsule formée autour des parasites étant partielle ou totale, plus ou moins cohérente (« discontinuous groups of haemocytes », 1955 : 391) et d'épaisseur variable;

- elle peut régresser après un certain temps (1955 : 387, 1956 : 97), ce que BILJOTTI (1958 a : 1242) a également observé dans des cas d'encapsulation de larves de Tachinaires;

- elle semble plus importante lorsque le parasite se trouve dans le « main blood stream » de l'hôte que lorsqu'il est emprisonné dans des « confined spaces » (1956 : 93).

- La réaction mélanique résulte effectivement d'un dépôt de mélanine (vérification par inhibition chimique du mécanisme enzymatique spécifique de la mélanogénèse, 1956 : 100);

(¹) Les « capsules » (METCHNIKOFF 1892 : 83, 93) sont parfois qualifiées improprement de « kystes », nom que l'on doit réserver aux enveloppes secrétées par les parasites eux-mêmes; CODREANU (1939 : 198), après HOLLANDE (1920), les nomme « nodules leucocytaires ».

- l'édification des dépôts mélaniques a pu être observée, au moins dans quelques cas, à l'intérieur des capsules hémocytaires (1955 : 387, 389, 390 et fig. 15);
- la réaction mélanique, continuellement progressive (1956 : 98) témoigne de degrés divers d'extension et d'épaisseur des dépôts;
- les points de mélanisation sont :
 - fréquemment les pôles des œufs, les extrémités buccales et anales des larves,
 - plus rarement les plis du tégument ou les limites segmentaires (qui portent des ceintures mélaniques),
 - exceptionnellement le proctodeum et le stomodeum (qui sont oblitérés sur une certaine portion de leur longueur; SALT 1955 : 396 semble le premier à avoir observé cette réaction).
- La momification des larves résulte probablement d'une exosmose due à l'hypertonie du milieu intérieur de l'hôte (1956 : 390).
- Les réactions de défense peuvent varier selon l'hôte, en fonction de sa position taxinomique (1955 : 397), de son stade ontogénétique (1957 : 181) et de son état physiologique (1955 : 391);
 - selon les cas, l'une ou l'autre des réactions paraît prédominante (1955 : 392, 396);
 - quoique SALT n'y insiste pas, nombre de ses expériences montrent que chez des hôtes aussi comparables que possible à tous égards (hôtes standards d'élevage), il subsiste des variations individuelles des réactions de défense.

Cet ensemble d'observations, très supérieures à toutes les précédentes, laisse néanmoins divers points en suspens. Les rapports éventuels entre réaction hémocytaire et réaction mélanique, entre réactions de défense, de cicatrisation et de siphonogénèse, restent à élucider. En outre, SALT n'a examiné ni les réactions des tissus propres de l'hôte, ni les réactions de défense dans les couples hôte/parasite naturels et ses recherches non comparatives n'intéressent qu'un seul parasite.

Une étude exhaustive supposerait, évidemment, une somme considérable d'observations et d'expériences méthodiques; à titre de contribution à ces recherches futures, je crois utile de présenter mes premières données sur les réactions d'hôtes divers aux larves de *Phasiinae*.

b - Réactions de défense vis-à-vis des *Phasiinae*

Les œufs macrotypes, de manipulation aisée, pondus en abondance sur leurs hôtes normaux par certains *Phasiinae* (cf. Chap. VII, Sect. A) constituent un matériel au moins aussi favorable que l'œuf de *Nemeritis canescens* pour l'étude expérimentale des réactions de défense chez divers Insectes. L'auto-pénétration de la larve I supprime la manipulation d'injection de l'œuf et ses aléas (effets traumatiques, introduction dans l'hôte de liquides et protéines indésirables); le problème de l'adhérence de l'œuf à un nouvel hôte est aisément soluble.

Malgré ces circonstances favorables et l'entière originalité de la question, mes données au sujet des réactions de défense d'hôtes divers vis-à-vis des *Phasiinae* ne résultent pas d'une étude systématique. Elles représentent simplement l'un des résultats d'expériences entreprises aux fins plus immédiates de connaissance des exigences xéniques larvaires, en tant qu'éléments possibles

de la spécificité parasitaire. J'ai donc expérimenté - dans les conditions précisées au Chap. XII - avec un nombre limité d'espèces d'hôtes, les unes d'élevage, les autres de la nature. En outre, afin d'étudier les possibilités maximales des parasites, et à la différence de SALT qui sacrifiait les hôtes à date fixe après l'infestation, je n'ai disséqué les hôtes que fraîchement morts, de sorte que j'ai observé des réactions finies et âgées et peu de réactions initiales ou en cours.

Les constatations ainsi effectuées apportent néanmoins diverses confirmations et d'utiles éléments de discussion.

J'ai reconnu l'existence de réactions de défense chez des hôtes étrangers aux Wirtskreis des *Phasiinae* considérés, mais aussi chez des hôtes normaux (infestés dans la nature ou au laboratoire). Je me suis attaché à l'examen des réactions de divers hôtes à un même parasite (*Ectophasia rostrata* chez le ♂ de son espèce, chez *Ceresa bubalus*, chez des *Dysdercus* et chez des hôtes normaux infestés dans la nature; *Gymnosoma clavata* chez *Ceresa*, chez des *Dysdercus*, chez des hôtes normaux infestés dans la nature et au laboratoire); j'ai également étudié les réactions que suscitent, chez un même hôte, des parasites biologiquement différents (*Gymnosoma* oligophages et *Ectophasia* polyphages chez les *Dysdercus*).

Dans les deux cas, j'ai obtenu, dans chaque couple hôte/parasite, et en proportions variables, certains hôtes qui présentaient des réactions typiques, tandis que d'autres n'en présentaient aucune. Je discuterai plus loin cette variabilité, mais j'exposerai auparavant la nature des réactions observées, selon qu'elles affectent le parasite seul ou s'accompagnent de lésions dans l'hôte.

1° RÉACTIONS AFFECTANT LE PARASITE - Les réactions éventuelles des hôtes à la présence de larves de *Phasiinae* se sont exprimées par une momification ou un encapsulement (hémocytaire ou mélanique) de celles-ci.

La momification des larves de *Phasiinae* se manifeste par leur dessèchement, leur durcissement et une importante réduction de leurs dimensions. Elle correspond au « shrivelling » observé par SALT. Aux mots du langage courant (rabougrissement, racornissement, reeroquevillement) susceptibles d'exprimer cette apparence, j'ai préféré le terme « momification », plus facile à traduire.

Le phénomène est indépendant de la mélanisation, encore que bien des larves victimes d'encapsulement puissent subir, en outre, une momification. Il résulterait, selon SALT, d'une hypertonicité du milieu intérieur de l'hôte. De fait, la momification affecte le plus souvent, chez les *Phasiinae*, les larves I - qui représentent un volume d'eau plus faible, par rapport aux liquides intérieurs de l'hôte, que les larves II et III - et les larves victimes du parasitisme simultané - dont le tégument n'est plus intact. Il s'agirait ainsi d'une réaction purement physique, bien différente des suivantes, et sur laquelle je ne erois donc pas utile d'insister.

L'encapsulement des larves de *Phasiinae* est le plus souvent mélanique et frappe surtout les stades I et II. Il présente les mêmes caractéristiques que la réaction mélanique affectant les larves de *Nemeritis*. Les dépôts mélaniques se localisent fréquemment aux extrémités des larves : apex des crochets buccaux (fig. 69) (THOMPSON [1934 : 435] et BILIOTTI [1956 : 63, fig. 2] rapportent des observations similaires), stigmates postérieurs; d'autres fois, ils forment, autour des larves spinuleuses, autant de cein-

tures — partielles ou complètes — que ces larves portent de ceintures d'épines; plus rarement, enfin, ils oblitèrent le stomodeum (fig. 70) ou la partie postérieure d'une trachée ou les deux (fig. 71).

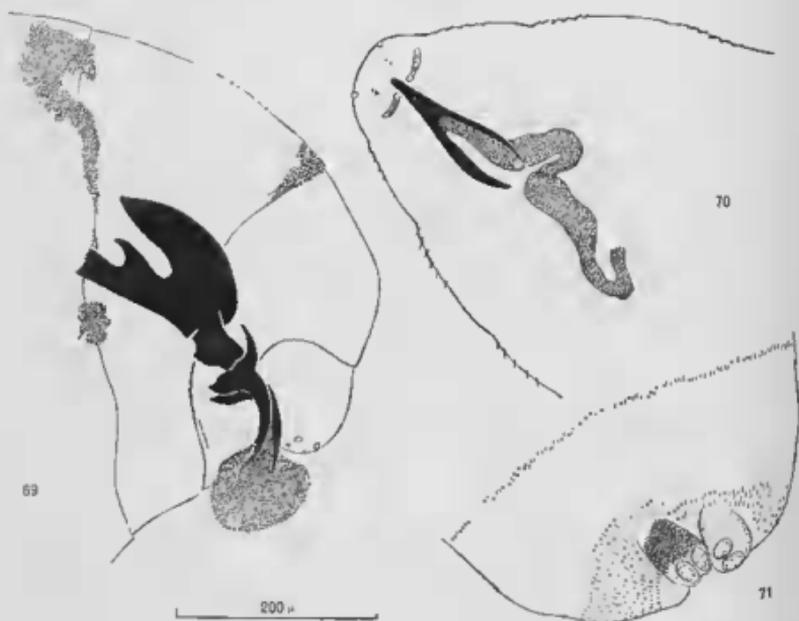


FIG. 69-71. — Exemples de dépôts mélaniques sur des larves de *Phasiinae* (ici dans des bôtes expérimentaux). — Echelle commune. — 69 : Capuehon mélanique à l'apex des crochets buccaux et ceintures mélaniques segmentaires sur une larve II de *Cystogaster globosa*. — 70 : Oblitération mélanique du stomodeum d'une larve I de *Gymnosoma dolycoridis*. — 71 : Oblitération de la chambre feutrée d'un stigmate d'une larve II de *Gymnosoma clavata*.

Je n'ai observé qu'un nombre fort restreint de capsules hémocytaires toujours partielles. Je vois à cela deux raisons. D'une part, les dissections tardives ne favorisent pas l'obtention de telles capsules si elles n'ont qu'une existence transitoire. D'autre part, au contraire de celles de *Nemeritis*, les larves de *Phasiinae* abandonnent précocement la cavité générale de l'hôte pour se localiser dans le thorax, parmi les trachées et les muscles (v. Chap. IX, Sect. A); ces « confined spaces » représentent des points de réaction hémocyttaire minimale (cf. SALT 1956 : 93), ce qui pourrait expliquer la rareté des capsules correspondantes (1).

Quoiqu'il en soit, je tiens pour vraisemblable que les capsules mélaniques ne représentent qu'un stade extrême d'un processus d'encapsu-

(1) On notera que certaines larves mélanisées, recueillies dans l'abdomen des punaises, ne s'y trouvent que secondairement et ont pu subir leur encapsulement dans le thorax où l'on retrouve leurs siphons.

lement initialement hémocytaire. Mon opinion, sur ce point, se fonde sur les faits suivants :

- les agrégats mélaniques entourent totalement ou partiellement les larves de *Phasiinae*, comme les capsules hémocytaires entourent les larves d'Hyménoptères;
- les dépôts mélaniques peuvent se former à l'intérieur de capsules hémocytaires (SALT *l.c.* cite divers cas; BILLOTTI [1956 : 63] en rapporte un et j'en ai personnellement vu plusieurs);
- les agrégats hémocytaires peuvent être transitoires, alors que les dépôts mélaniques sont définitifs;
- les dépôts mélaniques sont souvent granuleux ou alvéolaires.

Le matériel dont je dispose ne m'a, malheureusement, pas permis de me faire une opinion sur les modalités de dépôt des substances mélaniques par rapport aux hémocytes (élaboration plasmatique diffuse, juxtacellulaire ou endo-hémocytaire?). La question de la mélanogénèse dans le sang des Insectes, souvent évoquée en termes biochimiques assez généraux (cf. ECKSTEIN 1930 : 577), n'a d'ailleurs, à ma connaissance, fait l'objet d'aucune étude cytologique.

2° LÉSIONS RÉACTIONNELLES DE L'HÔTE - J'ai observé, de manière répétée, des lésions mélaniques, souvent importantes, des muscles des hôtes sur le trajet ou au contact des larves (*) de *Phasiinae*.

Ces lésions se traduisent par la mélanisation d'un certain nombre de faisceaux musculaires qui peuvent devenir tout à fait cassants. Elles se produisent lors de la pénétration de la larve dans l'hôte (larves d'*Ectophasia* chez des *Eurygaster* - hôtes normaux et chez des *Dysdercus* - hôtes anormaux) ou lors de sa localisation dans le thorax (larves d'*Ectophasia* ou de *Gymnosoma* chez des *Ceresa* ou des *Dysdercus*). Dans le premier cas, les faisceaux mélanisés, peu nombreux, se trouvent dans le prolongement ou à proximité du trou d'entrée de la larve; dans le second, les dégâts mélaniques, plus étendus mais diffus, sont indépendants du point de pénétration.

Selon les circonstances, la larve qui a provoqué ces lésions présente, à leur niveau même, une mélanisation typique (**), ou bien, ayant échappé à l'encapsulation, se retrouve vivante et intacte en quelque autre point de l'hôte. J'ai observé ces deux possibilités chez des hôtes tant normaux (*Eurygaster*) qu'expérimentaux (*Dysdercus*, *Ceresa*).

Dans la mesure où l'on peut envisager l'existence d'éléments sanguins « liés » aux tissus (WIGGLESWORTH 1959 : 2), l'existence de telles lésions n'est nullement incompatible avec l'hypothèse d'une phase hémocytaire préalable à la phase mélanique des encapsulements.

(*) Les œufs de *Phasiinae* insérés entre les muscles thoraciques des punaises, sont généralement intacts; j'en ai cependant observé quelques-uns encapsulés dans une gaine de muscles mélanisés. Je ne puis décider si cette réaction résulte de la présence de l'œuf ou du traumatisme infligé à l'hôte par la pondeuse.

(**) Il serait intéressant de comparer cet encapsulement aux « galles » musculaires non mélaniques que provoquent, chez leur hôte normal, les larves I des « *Sturmia* » (cf. PANTEL 1910 : 114, HOWARD & FISKE 1911 : 214, fig. 38, THOMPSON 1915 c, MELLINI 1956 : 76).

3^o VARIABILITÉ DES RÉACTIONS DE DÉFENSE — La variabilité des réactions de défense et, dans certains cas, leur indépendance de la spécificité parasitaire constituent deux faits frappants dont je puis citer les exemples concrets ci-après.

Ex. 1 — Chez les imagos d'*Eurygaster austriaca* et *maura* estivantes de Richelieu (cf. Chap. IX, Sect. B3), j'ai observé des larves des parasites naturels *Ectophasia rostrata* et *rubra* dont certaines intactes, au stade II, vivaient normalement fixées par un siphon dans l'hôte, tandis que d'autres, mortes au stade I, se trouvaient plus ou moins mélanisées entre les muscles du thorax.

Ex. 2 — Les larves d'*Ectophasia* sont capables d'achever leur développement chez les imagos des *Dysdercus* africains, hôtes purement expérimentaux, et j'ai obtenu des larves de tous les stades, parfaitement vivantes; cependant, selon les cas, les punaises présentent d'importantes lésions musculaires thoraciques ou en sont totalement indemnes.

Ex. 3 — Chez ces mêmes *Dysdercus*, les larves des *Gymnosoma* (*dolycoridis*, *carpocoridis*, *clavata*) n'induisent pas la siphonogenèse et n'achèvent pas leur développement; j'ai obtenu des larves I et II vivantes dans des hôtes indemnes ou à muscles plus ou moins mélanisés et également des larves mortes, variablement mélanisées.

Ex. 4 — Chez l'imago de l'Hemiptère *Ceresa bubalus*, hôte purement expérimental, les larves d'*Ectophasia* n'achèvent pas leur développement; j'ai obtenu des larves parfaitement vivantes aux stades I et II, ces dernières avec un siphon plus ou moins anormal; les larves mortes mélanisées sont très exceptionnelles, cependant les dégâts mélaniques dans l'hôte sont fréquents; dans plusieurs cas, le siphon évolue en capsule mélanique.

Ex. 5 — Chez ces mêmes *Ceresa*, les larves des *Gymnosoma* (*dolycoridis*, *clavata*) sont incapables d'induire un siphon et d'achever leur développement; j'ai obtenu, comme dans l'Ex. 3, des larves I et II vivantes dans des hôtes indemnes ou à muscles plus ou moins mélanisés et, également, des larves mortes, variablement encapsulées et mélanisées.

Tous ces exemples indiquent que, dans un même couple hôte/parasite, les réactions de défense au parasite ne s'expriment pas identiquement chez tous les individus de l'espèce hôte (1).

Ils indiquent encore que, dans certains cas, l'importance de la réaction est fonction inverse du degré de spécificité du parasite pour l'hôte, mais que, dans d'autres cas, ce facteur n'intervient pas. Ainsi, il paraît normal qu'un parasite oligophage tel qu'une *Gymnosoma* suscite des réactions de défense plus vigoureuses — de la part d'un *Dysdercus* par exemple — qu'un parasite polyphage tel qu'une *Ectophasia*. Mais, si l'on voulait invoquer la spécificité parasitaire comme facteur de l'importance des réactions, il serait proprement paradoxal que les *Ectophasia* suscitent des réactions plus importantes — ou tout au moins plus précoces — chez certains hôtes normaux (*Eurygaster*) que chez un hôte aberrant comme *Ceresa bubalus*.

(1) L'emploi d'un matériel d'hôte standard permettrait vraisemblablement d'obtenir des réactions plus homogènes que celles que j'ai constatées chez des hôtes de la nature ou d'élevage insuffisamment contrôlés. Il est donc excellent, pour la mise en évidence de ces possibilités diverses, d'avoir travaillé avec ce matériel.

La variation des réactions de défense exige donc une explication plus générale. A mon avis, elle relève davantage des *conditions actuelles de l'équilibre physiologique des individus* du couple hôte/parasite que des *circonstances historiques de l'équilibre statistique des espèces* correspondantes. Faute d'investigations systématiques dans des conditions contrôlées, je ne puis esquisser cette interprétation que dans le cadre de la discussion préliminaire qui suit.

c - Hypothèses de travail

1° NATURE ET GÉNÉRALITÉ DES RÉACTIONS DE DÉFENSE - Le milieu intérieur des Insectes exerce deux réactions de défense : la momification et l'encapsulement des larves parasites.

La *momification* résulte vraisemblablement d'un phénomène d'exosmose, processus physique intervenant brutalement. Il serait néanmoins utile de préciser la condition physiologique des hôtes chez lesquels elle se produit.

L'*encapsulement*, biologiquement plus intéressant, traduit l'activité physiologique du milieu intérieur de l'hôte, sang et éléments sanguins « liés » (par ex. aux muscles).

Par suite, dans toute étude des réactions de défense des insectes aux parasites, l'on considérera les dommages subis par le parasite, mais aussi les altérations éventuelles des tissus de l'hôte.

L'agrégation autour du parasite de cellules actives ou le dépôt d'une substance mélanisable sont peut-être deux phases successives d'une même réaction. Il existerait ainsi une réactivité *hémocytaire-mélanique*, propriété générale des insectes les plus divers, puisque SALT l'a observée chez les Lépidoptères, Phasmes, Diptères et Coléoptères, tandis que je l'ai retrouvée chez les Homoptères et Héteroptères. Elle posséderait partout, y compris chez les hôtes normaux d'un parasite donné, les mêmes caractéristiques : capsule plus ou moins complète et transitoire, formée par des hémocytes libres ou liés, puis *mélanisation* d'importance variable, souvent élective des extrémités ou des accidents cuticulaires des larves et, plus rarement, oblitératrice des segments distaux du tube digestif ou des trachées. En tout état de cause, les différences de réactions d'un hôte à l'autre n'excèdent pas celles que l'on peut, en certains cas, observer chez une seule espèce d'hôte (par exemple chez les *Eurygaster* hôtes d'*Ectophasia*).

Les réactions de défense des insectes aux parasites présenteraient donc une réelle unité, méconnue il y a encore quelques années, alors que l'on considérait les capsules entourant les larves d'Hyménoptères comme banales et celles formées autour des larves de Tachinaires comme exceptionnelles.

Que cette unité foncière apparaisse moins à l'observation des cas naturels qu'à l'expérimentation tient au fait qu'un parasite ne suscite généralement pas de réactions de défense chez ses hôtes normaux. De fait, les réactions de défense observées dans des cas naturels s'exercent surtout vis-à-vis d'entomophages qui ne pratiquent pas de choix défini de l'hôte ou modifient aisément leur choix (Hyménoptères à Wirtswahl plus écologique que taxinomique, cf. SALT 1955 : 397⁽¹⁾, VAYSSIÈRE 1961 : 308; Tachinaires à oviparité microtypique, cf. THOMPSON 1923 a : 204; Tachinaires à comportement labile, cf. BILIOTTI 1956 : 62). Lorsque les ♀♀ exercent un Wirtswahl taxinomiquement plus rigoureux, les réactions de défense des hôtes naturels sont

(¹) Par suite d'une appréciation statistique plus sommaire, et tout en reconnaissant le rapport entre une « host-selection » rigoureuse et une « host-suitability » assurée, SALT a tout d'abord (1938 : 243) jugé différemment des caractéristiques modales du Wirtswahl des Hyménoptères.

exceptionnelles. La plupart des Tachinaires jusqu'alors étudiées étant, comme les *Phasiinae*, dans ce cas, l'on s'explique aisément l'absence presque totale de données sur les réactions de défense de leurs hôtes naturels.

Quoiqu'il en soit, l'on remarquera encore, avec SALT (1955 : 396), que les variantes histologiques et histochimiques des réactions d'encapsulation des Insectes, sont certainement nombreuses. Dans certains cas, la réaction n'ira pas au delà de sa phase hémocytaire; dans d'autres, elle se traduira par une condensation de matériel gélatineux (SCHNEIDER 1950); ailleurs enfin, la réaction mélanique sera parfaitement caractérisée. Cependant, il ne s'agit pas là de types rigoureusement tranchés et, dans tous les cas, il y aurait, à l'origine, une aggrégation de cellules sanguines ou apparentées.

Or, il existe d'autres réactions de signification différente pour le parasite mais dont la phase initiale est la même. Telles sont l'obturation des trous de pénétration des larves (v. 2 *infra*) et l'édification des siphons trachéens (v. B *infra*). Vu qu'on observe des intermédiaires entre ces réactions et celles de défense (larves encapsulées, à l'entrée dans l'hôte, dans du matériel mélanique; siphons évoluant en capsules mélaniques) il est légitime de penser que toutes sont apparentées.

L'unité des réactions de défense des insectes ressortirait ainsi à l'unité des propriétés réactionnelles de leur milieu intérieur, le problème fondamental restant de définir les facteurs qui orientent des réactions initialement similaires dans des directions biochimiquement et physiologiquement différentes (v. B *infra*).

2° RÉACTIONS DE DÉFENSE ET ÉQUILIBRE HÔTE/PARASITE — Bien que très générale, la capacité d'encapsulation des insectes ne s'exerce que facultativement; l'on peut donc à bon droit s'interroger sur son déterminisme.

Une première constatation s'exprime par la règle d'adaptation des parasites aux réactions de défense de l'hôte, reconnue par CUÉNOT (1895 : 324-325) et invoquée par PANTEL (1910 : 159) et par SALT (1956 : 107). Je la formule de la manière suivante : *les parasites naturels ne suscitent, le plus souvent, aucune réaction de défense de la part des hôtes spécifiques capables de les nourrir à terme, tandis que les parasites étrangers (alien parasites de SALT) provoquent fréquemment ces réactions de la part d'hôtes expérimentaux qui ne satisfont pas leurs exigences alimentaires.*

Une seconde constatation est que cette adaptation n'a rien d'absolu (ce qui laisse l'espoir de pouvoir l'expliquer) et présente, en fait, deux catégories d'exceptions diamétralement opposées.

Primo, des hôtes (naturels ou expérimentaux), capables de nourrir à terme une espèce de parasite, peuvent, dans un certain pourcentage de cas, réagir vigoureusement à la présence de ses larves. Ainsi se comportent, vis-à-vis des larves d'*Ectophasia*, les *Eurygaster* dans la nature (cf. Chap. IX, Sect. B, et *supra*) et les *Dysdercus* au laboratoire (v. *supra*).

Secundo, des hôtes expérimentaux, incapables de satisfaire les exigences trophiques d'un parasite donné, peuvent, dans un certain pourcentage de cas, ne présenter aucune réaction de défense à la présence de ses larves. Tel est le comportement de la chenille d'*Esperia sulphurella* (F.) vis-à-vis de *Nemeritis canescens* (SALT 1955 : 394) et, dans mes expériences, de nombreux *Ceresa bubalus* vis-à-vis des larves d'*Ectophasia* (v. *supra*).

Ces exceptions à la règle de CUÉNOT montrent que le degré des réactions de défense des hôtes n'est pas rigoureusement inverse du degré de satisfaction des exigences trophiques des parasites. Dans un couple hôte/parasite déterminé, ce dernier phénomène s'exprime de manière bien plus homogène que le premier. Les réactions de défense présentent donc une signification plus contingente que le degré de satisfaction des exigences physiologiques des parasites.

Ceci permet de penser que les variations des réactions de défense résultent de causes actuelles. Les faits qu'un même parasite puisse déclencher dans divers hôtes des réactions similaires et que des parasites aussi différents que les Diptères ou les Hyménoptères puissent induire des réactions comparables impliquent en outre que ces causes ressortissent à des processus très généraux.

C'est l'intuition qu'avaient déjà eue PANTEL (1910 : 159), THOMPSON (1913 : 559, n. 2; 1915 b; 1930 a : 167; 1934 : 434) et KEILIN (1915 : 54) en voulant expliquer la variabilité des réactions de défense par l'état, mort ou vif, ou le degré de mobilité du parasite. Sachant que bien des larves sont encapsulées *ante mortem*, que d'autres échappent à l'encapsulation, que les parasites morts ou peu actifs ne sont pas tous encapsulés, etc. une explication plus élaborée s'impose.

Sans doute doit-on considérer qu'indépendamment de l'équilibre *historique* (i.e. statistique) des espèces hôtes et parasites, les deux individus membres de chaque couple hôte/parasite — fut-il expérimental — réalisent un équilibre ou un déséquilibre *actuel*, modifiable du fait aussi bien du parasite (hypothèses de PANTEL-THOMPSON-KEILIN) que de l'hôte.

Malheureusement, l'on ignore presque tout des facteurs, de la variation et des limites de la tolérance aux parasites. L'on peut admettre, comme le suggère le travail de LARTCHENKO (1956, notamment pp. 95-99), que la réactivité de l'hôte varie selon la composition de son hémolymphe, laquelle se modifie à son tour, avec l'état physiologique, les conditions d'existence, le stade ontogénétique et la position taxinomique de l'individu. En effet, toutes les observations de SALT démontrent précisément que la réaction d'encapsulation s'exprime différemment en fonction de ces caractéristiques des hôtes, tandis que les données de Pécoie zurichoise (v. *supra*) — qui ignore les travaux de SALT — ne suffisent pas à prouver le déterminisme uniquement génétique de la réactivité des hôtes (*).

L'analyse du déterminisme des réactions de défense supposerait donc l'examen des facteurs *physiologiques* d'exaltation ou de limitation de la réactivité des hôtes. Sans doute devra-t-on s'orienter vers l'étude comparative d'hôtes standards et d'hôtes inanitiés, à régime carencé ou enrichi, blessés, castrés, allatectomisés, soumis à des thermo-photopériodes, des états hygro-métriques et des actions pharmacodynamiques divers, etc. Instruit par les décevantes expériences que SALT (1960 : 464) rapporte « to save the time of future workers », on prendra garde aux différences « between insect and vertebrate defence reactions ».

Ce n'est qu'après une telle analyse qu'il sera permis d'évaluer l'importance sélective des réactions de défense de l'hôte, dans chaque cas donné de parasitisme, pour essayer d'expliquer la genèse des adaptations que traduit la règle de Cuvénor.

2. — RÉACTIONS D'OBTURATION

Les réactions d'obturation se produisent, au niveau du tégument, consécutivement à l'introduction d'un œuf ou à la pénétration d'une larve de *Phasiinae* dans l'hôte. Contrairement aux réactions de défense, elles s'observent presque constamment.

(*) Tous les individus d'une souche d'hôte ne réagissent pas identiquement, le comportement moyen des souches peut se modifier dans le temps (WALKER 1959 : 574, 575, 579, 581) et l'on rencontre, au total, de grandes « Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges » (WALKER 1961 : 252).

Dans le cas, encore mal connu, des œufs introduits dans l'hôte, la réaction d'obturation résulte de l'action traumatique de la ♀ pondreuse. Cette action peut-être assez discrète pour qu'il soit pratiquement impossible de déceler une cicatrice (ponte de *Neocyptera auriceps* dans une membrane articulaire d'imago d'*Aelia acuminata*); elle peut, à l'opposé, entraîner une forte réaction d'obturation, avec épaissement et mélanisation du tégument (ponte de *Cylindromyia brassicaria* en plein sternites abdominaux d'imagos de *Dolycoris baccarum*).

Dans le cas, mieux étudié, des œufs pondus sur l'hôte, l'obturation est consécutive à la pénétration d'une larve; elle varie, comme précédemment, dans de larges limites.

Pénétrant par une membrane articulaire, la larve d'*Helomyia lateralis* n'y laisse qu'une minime aréole brune, un peu épaissie en son centre. L'hémorragie correspondante est difficile à évaluer, car, même s'il ne se trouve pas à quelque distance du point de pénétration, l'œuf ne renferme jamais de coagulat d'hémolymphes très important.

Lorsqu'elle s'effectue (facultativement) dans la membrane connective du scutellum et du métathorax de l'hôte, la pénétration d'une larve de *Gymnosoma dolycoridis* donne lieu à une cicatrice également discrète, mais à une hémorragie considérable.

A cette exception près, la pénétration des larves I d'*Ectophasiini* implique le forage de trous de 60-100 μ de diamètre dans un tégument épais. L'on constate souvent une érosion plus ou moins marquée du tégument voisin et parfois une aire brunie ou noircie, surtout évidente sur les téguments clairs.

Mis à part quelques cas où les hôtes, naturels et expérimentaux, ne paraissent pas saigner (que l'observation suive de près la pénétration de la larve, ou que, véritablement, l'hôte ne saigne pas), l'hémolymphes de l'hôte emplit, en tout ou partie, la coque de l'œuf, s'y coagule puis y brunit et noircit; le caillot hémorragique obture le trou de pénétration.

Chez la plupart des hôtes naturels et nombre d'hôtes expérimentaux, le caillot ne déborde pas à l'intérieur de l'hôte et ne subit qu'une médiocre mélanisation. Le tégument des hôtes imagos ne cicatrise pas à proprement parler car l'on ouvre souvent le trou de pénétration lorsqu'on détache l'œuf du parasite. Le tégument des hôtes préimaginaux présente, au stade qui suit celui de l'infestation, une cicatrice vraie, d'autant plus marquée que l'insecte était proche d'une mue au moment de la pénétration de la larve.

Chez la plupart des hôtes expérimentaux (par exemple *Dysdercus* hôtes de *Gymnosoma*), mais aussi chez certains hôtes naturels, le coagulat d'hémolymphes est souvent beaucoup plus important et, dans tous les cas, extrêmement mélanique. Il peut s'agir d'un simple bouchon volumineux accolé à la face interne du tégument de l'hôte et emprisonnant éventuellement quelques rameaux trachéens, mais l'on observe encore son prolongement par une petite cheminée accolée aux lèvres du trou de pénétration, ou par un cordon mélanique qui peut atteindre 300 μ , ou enfin par de larges dégâts mélaniques étendus sur toute la longueur des faisceaux musculaires sous-jacents. Dans les cas où la larve I morte se trouve emprisonnée dans le bouchon ou la cheminée réactionnelle, voire entièrement encapsulée par la réaction mélanique des muscles de l'hôte, il paraît raisonnable d'admettre qu'il n'y a pas de différence intrinsèque entre réactions de défense et d'obturation. La similitude des deux catégories de réactions vient d'ailleurs d'être soulignée, dans un tout autre cas, par BILOTTI & VAGO (1961 : 3332).

B — SIPHON RESPIRATOIRE

L'édification d'un siphon inséré sur les trachées ou les sacs aériens de l'hôte, résulte d'une action parasitaire *directe* au sens de PANTEL (v. *supra*); je l'étudie à part, en raison de son importance biologique et de son caractère très particulier.

Il s'agit d'un phénomène *obligatoire* du parasitisme des *Phasiinae*, car il n'y a pas d'exemple que les larves de ces Diptères achèvent leur développement, ou simplement effectuent leur passage au stade III, sans acquérir ce type de relations avec l'hôte.

Le mot « siphon » (« Trichter » en allemand, « funnel » en anglais) est dû au premier observateur du parasitisme des *Phasiinae*, Léon DUFOUR (1827 : 252), qui ne soupçonna cependant point la nature véritable de la formation en question. KÜNCKEL (1879 : 352) reconnut le premier son *édification par l'insecte parasité*. C'est PANTEL, enfin, (1910 : 140-156), qui, entre les divers siphons reliant les larves de Tachinaires à l'hôte, sut distinguer les gaines primaires (formées au point de pénétration) des gaines secondaires, et, parmi ces dernières, les gaines cutanées et trachéennes.

Malheureusement, contrairement à ce qu'affirme VIKTOROV (1960 : 104), PANTEL, qui le reconnaît du reste expressément (1910 : 148), n'a guère étudié les gaines secondaires trachéennes — dont les siphons de *Phasiinae* font tous partie, sans exception. Par ailleurs, les données de NIELSEN (1909 : 121, fig. 8, pl. I) sur le siphon de *Cylindromyia* sont rudimentaires et celles de BEARD (1940 : 639-640; 1942) ne concernent que les conditions générales d'édification du siphon de *Trichopoda*. Il me paraît donc utile de présenter les observations complémentaires que j'ai pu recueillir.

Ayant examiné, au Chap. IX, le rôle respiratoire du siphon des *Phasiinae*, je me bornerai ici à son étude descriptive et en tant que résultat d'une interaction parasitaire.

1. — ÉTUDE DESCRIPTIVE

a — Morphologie et structure du siphon

Le siphon respiratoire qui unit les larves de *Phasiinae* à l'hôte est une formation nettement individualisée, unique pour les stades successifs d'une même larve.

Il présente la forme générale d'un entonnoir droit ou coudé, variablement long et dont le diamètre croît de l'avant (point d'insertion sur les trachées de l'hôte) vers l'arrière (embouchure plus ou moins évasée, engainant seulement les stignates et la partie postérieure de la larve). Sa forme individuelle dépend davantage de son point d'insertion dans le thorax de l'Hémiptère que des espèces d'hôtes ou de parasites (cf. Chap. IX, Sect. A).

Pour faciliter l'interprétation de sa croissance (cf. *b*), je décrirai le siphon, morphologiquement et histologiquement, de l'embouchure (partie en cours d'édification) vers l'insertion (partie la plus ancienne).

1° MORPHOLOGIE - L'embouchure du siphon peut être circulaire et normale à son grand axe (siphon « holostome », le plus fréquent) ou elliptique et très oblique sur celui-ci (siphon « hétérostome » des larves âgées de *Cylindromyia*, plus longuement engainées sous la vésicule anale que dorsalement).

Elle est bordée d'un bourrelet blanchâtre épais, mou et dilacérable, ni cohérent, ni élastique. Elle ne se prolonge jamais par un sae enfermant toute la larve, comme cela s'observe chez d'autres Tachinaires (PRELL 1915 : 93-94, 133-134, fig. 53).

En arrière de l'embouchure, la paroi du siphon, tout à fait cohérente, est plus ou moins épaisse, de couleur brunâtre, cornée ou hyaline; elle présente une élasticité telle que, même après le départ ou la chute de la larve, le siphon reste béant.

Le siphon n'adhère aux trachées ou saes aériens des hôtes que de manière fort précaire; il est fréquent de pouvoir l'en détacher totalement et d'observer son ouverture antérieure ronde, bordée d'un étroit liseré mélanique (1).

Les auteurs n'ont pas donné de mensurations du siphon des *Phasiinae* et, en raison de la forme assez variable et de l'accroissement continu de cette formation, je n'ai guère attaché d'intérêt à ce point. Je mentionnerai, néanmoins, pour donner un ordre de grandeur, que deux siphons courbés, trouvés chez des *Dolycoris numidicus* abandonnés par des larves III d'*Helomyia lateralis*, présentaient une longueur totale (supposés déroulés) d'environ 3 mm et un diamètre de 300 à 375 μ à l'insertion et de 825 à 900 μ à l'embouchure. Dans d'autres cas (*Allophora hemiptera*, etc.), les siphons sont beaucoup plus évasés.

Quel que soit son diamètre (c'est-à-dire, en définitive l'âge de la larve), le siphon présente une paroi d'épaisseur à peu près constante de l'insertion à l'embouchure. Cette épaisseur varie beaucoup, par contre, selon les espèces d'hôtes et de parasites, sans excéder toutefois quelques dizaines à une centaine de μ .

2° HISTOLOGIE - L'étude de quelques coupes sériées me permet de préciser la structure histologique des siphons de *Gymnosoma* et de *Cylindromyia*. Ces matériaux ont été plongés, dès la dissection, dans du Helly; outre diverses colorations classiques (coloration nucléaire à l'hématoxyline), ce fixateur autorise la réaction à l'acide periodique de Schiff (réaction APS) dont on sait l'intérêt pour l'étude du milieu intérieur des insectes (WIGGLESWORTH 1956).

Ma description, comme précédemment, remonte des niveaux en cours d'édification aux niveaux antérieurs stabilisés.

a) Au plus près de l'embouchure, il est histologiquement tout aussi difficile que morphologiquement, de reconnaître un siphon bien individualisé. Des cellules arrondies, riches en inclusions cytoplasmiques APS positives, sont groupées, sans direction privilégiée, en amas assez denses, et représentent le bourrelet blanchâtre déjà décrit. Leurs volumineux noyaux

(1) Du point de vue mécanique, la précarité de cette insertion n'a pas d'importance, car le siphon et la larve ne sont pas, à proprement parler, « suspendus » à la trachée. Le siphon, au delà d'un certain stade de croissance, se trouvant maintenu en place entre les muscles du thorax de l'hôte, c'est au contraire la trachée, organe souple, qu'il faut se représenter comme « attachée » au siphon.

arrondis, rappellent beaucoup les « intakter Rieskerne » vus par SCHNEIDER (1950, fig. 9) dans les capsules que forment certains Syrphides autour des Hyménoptères parasites.

β) Au niveau immédiatement antérieur, les cellules agrégées très fortement APS positives les plus proches de la larve du *Phasiinae* s'ordonnent en une lame dans laquelle les noyaux se distinguent particulièrement bien.

γ) Immédiatement à l'avant du niveau β, ces mêmes cellules passent à une assise cohérente encore mince, ayant la même réaction et qui se retrouvera sur toute la longueur du siphon auquel elle confère son élasticité.

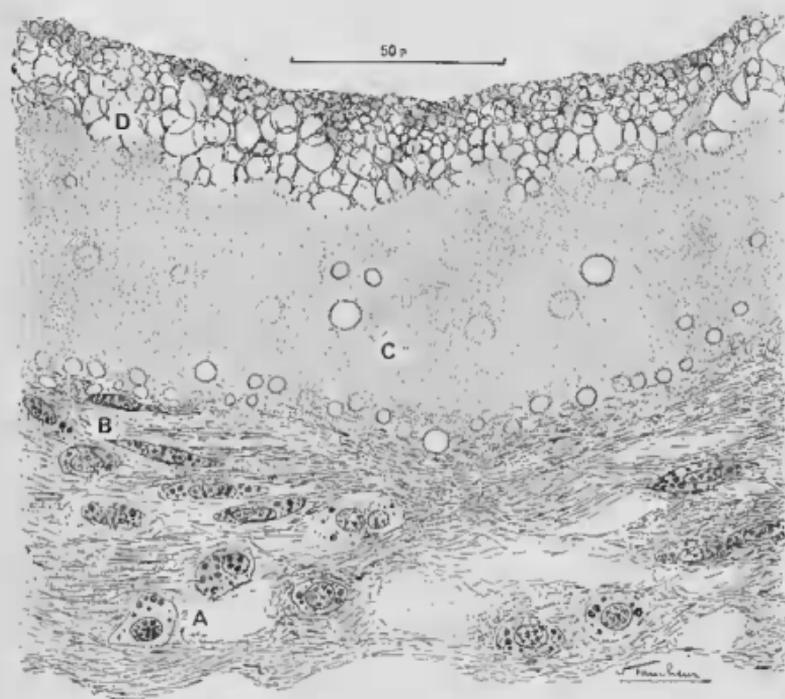


FIG. 72. — Coupe transversale à environ 200 μ en arrière de l'embouchure (niveau α) de la paroi du siphon respiratoire induit par une larve II de *Gymnosoma* sp. dans une *Piletia juniperina*. A : hémocyte intact à noyau rond; B : hémocyte allongé à noyau aplati; C : assise cohérente APS +; D : zone de désquamation - (Dessin de Mlle A. FAUCHEUR).

δ) A partir du niveau γ, l'assise cohérente devient rapidement plus épaisse; l'on y distingue quelques noyaux plus ou moins dégénérés et des vacuoles éparées, souvent assez grandes. Les cellules, toujours très APS positives et à gros noyaux qui recouvrent extérieurement le siphon s'ordonnent en quelques couches grossièrement concentriques; les noyaux aplatis des cellules les plus internes rappellent assez bien les « Kerne flach ausgebreitet und grobkörnig » vus par SCHNEIDER (*l. c.*, fig. 2 c).

Assise cohérente et assise cellulaire correspondent, *grosso-modo*, aux couches « chitineuse » et « conjonctivoïde » de PANTEL (1910 : 147 et *passim*).

ε) A l'avant du niveau ζ, l'assise cohérente ayant acquis son maximum de puissance présente, sur une faible épaisseur, au contact de la larve, une alvéolisation caractéristique (fig. 72 D). Cette alvéolisation rappelle beaucoup les « grossen Vakuolen » que SCHNEIDER (*l. c.* fig. 2 b) interprète « als Überreste der aufgelösten Kerne »; elle disparaît en partie vers l'avant (? par suite d'une délamination sous l'influence des spinules de la larve).

ζ-ψ) A l'avant du niveau des grandes vacuoles — c'est-à-dire sur sa plus grande longueur s'il s'agit d'un siphon âgé — le siphon ne présente qu'une seule couche, l'assise cohérente APS positive, avec de rares noyaux dégénérés et des vacuoles éparses.

ω) Au niveau de l'insertion du siphon, l'on ne constate aucune continuité tissulaire entre celui-ci et la trachée. Le siphon présente d'emblée la même structure pariétale que postérieurement; l'épithélium trachéen, à petits noyaux pauvres en inclusions, ne prolifère nullement. Une minime collerette de matériel mélanique sonde la trachée au siphon.

Sur une coupe transverse de siphon, passant par un niveau proche de l'embouchure (fig. 72), on reconnaît aisément, de l'extérieur vers l'intérieur : des cellules arrondies à noyau rond, des cellules allongées à noyau aplati, une assise cohérente APS+ et une zone de désquamation très alvéolisée.

Trois points importants sont à souligner : *primo*, et conformément à ce que BEARD (1942 : 70) a observé, l'on ne constate aucune mitose à aucun niveau; *secundo*, plusieurs des aspects histologiques ou cytologiques observés rappellent ceux décrits par SCHNEIDER (1950), dans des capsules dont l'origine sanguine ne fait aucun doute; *tertio*, le matériel essentiel de l'assise cohérente est APS positif, donc mucopolysaccharidique; il existe également, sous forme de granulations cytoplasmiques, dans les cellules qui édifient ou entourent le siphon; ainsi que PRELL (1914 : 190) l'a depuis longtemps établi, il ne s'agit évidemment pas de chitine.

b — Origine et croissance du siphon

La description qui précède permet d'interpréter l'histoire de l'édification du siphon, dont les processus initiaux méritent un examen particulier.

1° PROCESSUS INITIAUX — Il est assez malaisé de suivre les processus initiaux de l'édification du siphon, car ils sont consécutifs à une blessure discrète des trachées de l'hôte par une larve petite qui se libère facilement lors des dissections.

Aucune observation n'a été publiée à ce sujet quant aux *Phasiinae* dont « the precise mode of attachment is not known » (BEARD 1942 : 68). Concernant le siphon *trachéen* d'autres Tachiinaires, deux interprétations seulement ont, à ma connaissance, été proposées.

Selon ROUBAUD (1906 : 1439) « il est logique de penser » que la larve de *Siphona cristata* « pénètre dans les larves de Tipule par un stigmate et induit le siphon lorsqu'elle passe de la trachée dans la cavité générale de l'hôte. Pour MATTHEY (1924 : 204, 206), la larve de « *Tachina larvarum* » s'introduirait dans les chenilles par un stigmate, s'engagerait dans un tronc trachéen longitudinal pour, ultérieurement, le percer tout en restant néanmoins en relation avec lui par ses stigmates postérieurs.

A cela près qu'ils considèrent l'entrée de la larve dans les trachées comme seconde, TOTHILL (1922 : 41) et MÜLLER (1956 : 38) présentent une interprétation semblable à celle de ROUBAUD et MATTHEY. D'après MÜLLER, « am zweiten Tage nach der Belegung befanden sich alle Larven [von *Drino tota* (Melg.)] im Lumen der Haupttracheenäste, die von den Stigmenöffnungen der Raupe [von *Chaerocampa elpenor* (L.)] ausgehen. Demnach ist anzunehmen [ital. de C.D.] dass sie sich, in der Längsrichtung der Raupe, im Muskelstrang fortgewebt, die Wand der Trachee durchbrochen und das Innere der Atemröhre aufgesucht hatten ... Kurze Zeit später, etwa am 2. bis 3. Tage des freien Larvenlebens, wurde eine benachbarte Tracheenwand durchbrochen... Die Larve schob sich nun mit der vorderen Körperhälfte oder auch etwas weiter aus der Trachee in die Leibeshöhle der Raupe, blieb aber in jedem Fall mit dem Hinterende in der Trachee stecken, wodurch der Zutritt von Atemluft zu ihren Analstigmen gesichert blieb ».

PANTEL formule une interprétation toute différente. Selon cet auteur (1910 : 122 et fig. 23 b), « le processus de perforation [de la trachée] et de fixation, d'après un ensemble concordant d'observations [sur *Pelatachina tibialis* (Fall.) notamment], paraît être le suivant. Le parasite se loge tout d'abord dans un lobe adipeux et le pousse dans un mouvement de recul contre la trachée. Celle-ci s'imprime plus ou moins dans la masse molle et se trouve immobilisée, tandis que, sous l'action des accidents chitineux péristigmatiques, le lobe adipeux d'abord et ensuite la paroi trachéenne finissent par être perforés. Le lobe dégénère et se transforme en une poche membraneuse affaissée sur le parasite; l'épithélium trachéen réagit à la manière de l'épithélium cutané, en développant une gaine de fixation qui s'insinue entre le parasite et la poche adipeuse, et constitue comme une doublure de celle-ci ».

La divergence d'opinion entre PANTEL et les autres auteurs traduit peut-être une diversité réelle des modalités d'induction des siphons trachéens par les Tachinaires. Je n'ai cependant jamais observé de larve I de *Phasiinae* (et, a fortiori, de larves II plus grosses que les trachées) pénétrant dans un tronc trachéen pour en ressortir ensuite en n'y laissant emprisonnée que son extrémité postérieure.

Corroborant sur ce point celles de PANTEL, mes observations s'en écartent quant au rôle des cellules du milieu intérieur de l'hôte. J'ai suivi les processus initiaux de la formation du siphon chez des hôtes naturels et expérimentaux, notamment des *Dysdercus*. Lorsque ces derniers sont infestés par des *Gymnosoma*, la larve parasite exerce normalement son action mécanique sur les trachées, d'où petites réactions mécaniques, mais il ne s'ensuit aucune siphonogénèse. Ceci est conforme aux observations histologiques et permet de considérer l'action traumatique de la larve et la réaction siphonogène de l'hôte comme bien distinctes.

L'action mécanique des larves I ou II s'exprime par les traumatismes que les spinules à pointe antérieure de leurs derniers segments infligent aux trachées petites ou grandes, voire aux sacs aériens de l'hôte. Ces traumatismes résultent d'un contact fortuit, mais inévitable, de ces spinules

avec les trachées, partout présentes dans le thorax de l'hôte. Fréquemment, du reste, la localisation des larves à proximité ou au sein de lacis trachéens favorise leur emprisonnement par des anses trachéennes. Lorsque, du fait d'un mouvement de la larve, ses spinules viennent à déchirer une trachée, souvent au niveau d'une bifurcation ou d'un nœud, la larve demeure accrochée par lesdites spinules au trou ainsi formé. Si, pour une cause ou pour une autre, la larve abandonne une première perforation de la trachée, elle pourra occasionner de nouvelles blessures et l'on découvrira des lésions trachéennes en divers points de son hôte.

A ce stade de fixation précaire, la réaction de l'hôte est l'édification d'un ou plusieurs petits bourrelets mélaniques autour de la ou des blessures de la trachée. La siphonogenèse proprement dite n'intervient qu'ensuite, facultativement.

2^o SIPHONOGÈNE ET CROISSANCE DU SIPHON - L'étude histologique qui précède, autorise la reconstitution suivante des processus de siphonogenèse et croissance du siphon.

Consécutivement à la blessure de la trachée, des hémocytes (v. 2 *infra*, discussion) de l'hôte s'accumulent autour de la partie postérieure du parasite. Il en sera ainsi durant tout le développement de celui-ci, de sorte que le diamètre du siphon s'accroît en même temps que celui de la larve. BEARD (1942 : 71) a démontré expérimentalement, et mes infestations de *Ceresa* par des *Ectophasia* confirment, que les siphons longs mais isodiamétraux correspondent à des larves peu actives dont le diamètre ne varie pas.

L'on ignore la raison de l'accumulation des hémocytes précisément autour de la partie postérieure de la larve; le rôle des spinules semble de maintenir la larve dans la partie déjà cohérente du siphon et non point de retenir les hémocytes.

Quoi qu'il en soit, les hémocytes édifient, au contact de la larve, une assise cohérente mucopolysaccharidique qui s'épaissit par adjonction périphérique de strates successives. A mesure que la condensation du matériel APS positif progresse, les noyaux, d'abord ronds, puis aplatis, dégèrent et font place à des vacuoles.

L'épaississement de l'assise cohérente est limité et les hémocytes cessent rapidement d'enrober la partie ancienne du siphon. Par contre, l'allongement du siphon se poursuit, aussi longtemps que le parasite en place demeure vivant, par agrégation de nouveaux hémocytes autour de l'embouchure qui représente ainsi la seule zone d'accroissement de cette formation si particulière.

2. — SIGNIFICATION PARASITOLOGIQUE DU SIPHON

a - Siphon respiratoire et réactions de défense

A l'exception des observations originales et de l'intéressant historique de PANTEL (1910 : 140-151, 151-156), les données publiées quant à la nature des siphons reliant les larves de Tachinaires au tégument ou au système respiratoire de l'hôte sont généralement superficielles.

Abstraction faite de quelques interprétations conjecturales bien oubliées (ROUBAUD 1906 : 1439, MATHLEY 1924 : 204-205 et diverses hypothèses critiquées par PRELL 1914 : 189), les opinions régnantes sont au nombre de quatre.

[1, 2] Les « gaines de fixation » ont, pour CHOLODKOVSKY (1884 : 317), une origine « hypodermique » et, pour PRELL (1915 : 94-95), une origine « amœboocytaire ».

NIELSEN et PANTEL ont réalisé, par des processus intellectuels différents, deux compromis entre ces deux avis opposés.

[3] Pour NIELSEN (1909), tel du moins que PANTEL (1910 : 155) l'interprète, les gaines les plus complètes comprendraient une partie basale d'origine hypodermique et une partie terminale d'origine leucocytaire.

[4] Pour PANTEL (*l.c.* : 141), les gaines de fixation résulteraient d'une prolifération pathologique de l'hypoderme de l'hôte, compliquée de l'intrusion d'éléments adipo-sanguins divers. En fait, l'auteur hésite beaucoup (*l.c.* : 141-142, 148-149) sur le point de savoir si les gaines naissent d'une prolifération de cellules hypodermiques (« healing process », CLAUSEN 1940 : 454, BEARD 1942 : 72), ou d'une accumulation inflammatoire d'éléments sanguins (« defensive reaction », CLAUSEN *l.c.*).

Les opinions de TOTHILL (1922 : 57), MUESEBECK (1922 : 7) et POURCHIER (1933 : 43) ne s'accompagnent pas de données précises et constituent surtout des paraphrases de PANTEL. À dire vrai, toute la question serait à reprendre à la lumière des acquisitions modernes sur le sang des Insectes, et par les méthodes de l'histoélectronie.

Faute de pouvoir tenir, en toute certitude, avec PANTEL (*l.c.* : 148), les siphons tégumentaires (?) primaires ou secondaires et les siphons trachéens pour tous identiques, je ne bornerai à la discussion du seul siphon des *Phasiinae*.

BEARD (1940 : 639) a tout d'abord considéré le siphon induit par *Trichopoda* chez *Anasa* comme très semblable – quant à l'origine – aux capsules formées par des « phagocytes » ou des « mesenchymal cells ». Ultérieurement (1942 : 72), il a admis qu'il s'agissait d'une réaction néoplasique de la trachée, simplement parce qu'il n'avait pu (cf. p. 69) obtenir la formation de siphons autour de corps étrangers introduits dans la cavité générale de l'hôte. Les siphons trachéens ne s'édifiant qu'au contact d'une larve de Tachinaire vivante, cet argument me paraît sans valeur. Il esquisse tout le problème physiologique de l'orientation siphonogène de l'activité des cellules en cause.

Les faits que j'ai personnellement constatés me conduisent à nier toute participation de l'hypoderme trachéen au siphon (*).

Primo, il n'existe aucune continuité histologique entre le siphon et la trachée qui n'adhèrent que par l'intermédiaire d'un matériel mélanique banal peu abondant. *Secundo*, dans certains cas expérimentaux (*Dysdercus* hôtes de *Gymnosoma*), un bourrelet mélanique peut se former sur la trachée blessée sans que le siphon s'édifie, la trachée elle-même ne semblant pas proliférer. *Tertio*, bien que la croissance du siphon se poursuive jusqu'au départ de la larve III, l'on ne constate aucune mitose.

Des faits positifs indiquent d'ailleurs une origine hémocytaire et un processus inflammatoire contrôlé.

En premier lieu, le siphon s'accroît par accumulation autour de son embouchure de cellules nouvelles, venues du milieu intérieur (puisque il n'y a pas de mitoses). En second lieu, ces cellules subissent des modifications qui rappellent celles observées par SCHNEIDER (1950) dans des capsules

(*) L'on ne peut exclure *a priori* que les siphons tégumentaires résultent d'une forme particulière d'épithélisation (PFLUGFELDER 1950 : 142).

(*) Bien entendu, il n'y a pas lieu d'invoquer un rôle de l'exuvie I (cf. PANTEL 1910 : 155-156), car, dans les nombreux cas où elle se trouve fort loin de lui, le siphon s'édifie tout à fait normalement.

d'origine indubitablement sanguine. Enfin, ces cellules et leurs produits de condensation présentent des granulations ou une réaction APS positives bien caractéristiques des hémocytes les plus communs des insectes (WIGGLESWORTH 1956 : 97).

Le siphon entourant l'extrémité postérieure des larves de PHASIINAE résulte donc de l'activité des cellules du milieu intérieur de l'hôte, au même titre que les réactions d'encapsulement.

Une excellente confirmation réside dans la possibilité d'obtention expérimentale (*Ectophasia* chez *Ceresa*) de siphons chargés de substance mélanique et pouvant même évoluer en véritables capsules emprisonnant les larves à mi-corps ou plus. Comme le suggère CODREANU (1939 : 222), le siphon normal ne représenterait donc qu'une réaction d'encapsulement d'un type morphologique et physiologique particulier.

b - Équilibre du siphon et du parasite

La capacité intrinsèque des Insectes hôtes d'édifier un siphon *trachéen* ne s'exprime, semble-t-il, que vis-à-vis des larves de certaines Tachinaires, à l'exclusion des autres entomophages. Il s'agit, par contre, d'une propriété commune à nombre d'insectes. On l'a, en effet, observée chez les IMAGOS d'*Hétéroptères* (hôtes de *Phasiinae*), d'*Homoptères* (dans mes infestations de *Ceresa bubalus* par les *Ectophasia*), de *Cotéoptères* (NIELSEN 1909 : 74; RABAUD & THOMPSON 1914 : 330; CLAUSEN & collab. 1927 : 23) et d'*Orthoptères* (ZAKH-VATKIN 1954 : 258; LÉONIE 1961 : 35). Elle est connue, en outre, chez les LARVES ou CHRYSALIDES de *Diptères* (ROUBAUD 1906 : 1438, RENNIE & SUTHERLAND 1920 : 207) et de *Lépidoptères* (NIELSEN 1912 : 11, fig. 11; ROHDENDORF 1935 : 778, MÜLLER 1956 : 58-59, fig. 32-33; MELLINI 1956 : 77-79 et divers auteurs cités par ce dernier).

Cette capacité, si générale chez les Insectes, rappelant, d'autre part, leurs réactions de défense, l'on pourrait tenter d'utiliser, pour étudier les conditions de l'équilibre du parasite et du siphon, les mêmes éléments de discussion que précédemment. En fait, ce n'est pas possible, car la règle d'adaptation des *Phasiinae* à la réaction « siphonogène » de l'hôte est très particulière. Elle peut s'énoncer comme suit :

Les parasites naturels provoquent, chez les hôtes imagos capables de les nourrir à terme, l'édification d'un siphon normal; au contraire, les parasites transplantés chez des hôtes imagos incapables de satisfaire, plus que transitoirement, leurs exigences trophiques, n'induisent pas la siphonogénèse ou provoquent l'édification d'un siphon évoluant en capsule mélanique.

L'on constate immédiatement que la règle d'adaptation implique ici, pour un hôte normal, un degré défini de réaction positive, alors qu'elle supposait, précédemment, une absence totale de réactions de défense. Les deux types de réactions obéissent donc à des déterminismes distincts ⁽¹⁾ et l'analyse des réactions de siphonogénèse devra être indépendante de celle des réactions de défense.

(1) L'on en trouvera d'autres preuves dans les faits suivants. D'une part, les réactions de défense n'excluent pas la siphonogénèse (certaines larves d'*Ectophasia* ayant provoqué des dégâts mélaniques dans les *Eurygaster* induisent néanmoins la formation d'un siphon) et inversement (un siphon induit par une larve d'*Ectophasia* chez un *Ceresa* évolue facilement en capsule mélanique). D'autre part, l'absence de l'une de ces réactions n'entraîne pas obligatoirement l'autre (les *Gymnosoma*, lorsqu'elles ne provoquent pas de réactions de défense chez les *Dysdercus*, n'y déterminent pas, pour autant, l'édification d'un siphon).

Outre l'absence de siphonogenèse chez les Hétéroptères préimaginaux (v. Chap. IX, Sect. B 2), le fait notable est que la règle d'adaptation des larves de *Phasiinae* à la réaction siphonogène de l'hôte ne présente pratiquement pas d'exceptions. Des hôtes expérimentaux incapables de nourrir à terme un *Phasiinae* donné pourront, certes, entourer celui-ci d'un siphon d'abord normal, mais ce siphon évoluera en capsule mélanique (*Ectophasia* chez *Ceresa*) (1). Par ailleurs, des hôtes naturels pourront évidemment ne pas former de siphon, mais ce cas correspond aux parasites morts avant toute tentative de fixation, ou bien former un siphon fibreux mélanique et adhérent à la larve, mais ce cas est rarissime (2 observations chez des hôtes d'élevage en mauvaise condition).

Ceci laisse à penser que, contrairement aux réactions de défense, la réaction siphonogène des hôtes imagos dépend largement de la spécificité à leur égard des larves parasites et de l'état général de celles-ci.

Il est aisé de le vérifier, quant à la spécificité parasitaire, en comparant l'absence de siphonogenèse qui accompagne des oligophages chez des Hétéroptères relativement voisins de leurs hôtes naturels (*Gymnosoma* chez *Dysdercus*) et la siphonogenèse initialement normale que provoquent des polyphages chez des hôtes expérimentaux d'un autre sous-ordre (*Ectophasia* chez *Ceresa*) (v. Chap. XII, Sect. C).

La vérification relativement à l'état général des larves est tout aussi immédiate. Tout d'abord, le siphon ne croît que dans la région de son embouchure, au contact de la larve. En second lieu, lorsque celle-ci se développe normalement, sa croissance entraîne l'allongement du siphon et l'élargissement continu de son diamètre; inversement, lorsqu'elle a quitté l'hôte ou le siphon (larve morte), ce dernier, cessant de croître, ne s'obture ni ne se mélanise et ne subit plus aucune modification (v. également BEARD 1942 : 72). Enfin, lorsque dans un hôte en activité, la larve n'offre qu'une faible vitalité, le siphon s'allonge sans augmenter de diamètre (dans un hôte normal, cf. BEARD 1942 : 71) et peut même se transformer en capsule mélanique (dans un hôte anormal, v. mes expériences chez *Ceresa*).

Compte tenu de ces constatations et vu que l'état général des larves dans un hôte donné dépend en grande partie de leur degré de spécificité pour cet hôte, il est tentant d'admettre que la siphonogenèse résulte, en définitive, d'un équilibre hôte/parasite plus anciennement établi et moins sensible aux fluctuations de l'état de l'hôte que l'équilibre des réactions de défense.

Ceci n'interdit nullement de chercher à élucider les facteurs d'exaltation ou de limitation de la réactivité des hôtes Hétéroptères, notamment selon leur stade imaginal (réactivité siphonogène positive) ou préimaginal (réactivité nulle).

Les méthodes suggérées pour une étude future de la variabilité des réactions de défense pourraient s'appliquer; toutefois, vu la spécificité même de la réaction de siphonogenèse, il sera sans doute nécessaire de considérer des éléments qualitativement bien définis de la physiologie des hôtes et des parasites (protéines et enzymes plasmatiques et hémoctaires de l'hôte, métabolites et enzymes d'origine parasitaire, etc.). L'on peut, en outre, espérer, de cette manière, élucider les mécanismes qui, selon le parasite, orientent la réaction du milieu intérieur d'un hôte donné dans des directions bien différentes — élaboration de substances APS positives et mélanogenèse — mais que l'on a tout de même des raisons de considérer comme deux aspects d'un phénomène plus général (v.a *supra*).

(1) Chez des hôtes auxquelles la race néarctique de *Bessa selecta* (Meigen) [*Exoriatinae*] semble « nur ungenügend adaptiert » (HERTING 1960 : 44), HAWBOLDT (1947 : 95-96) signale des cas d'évolution de siphons tégumentaires en capsules mélaniques.

C — ACTIONS INDIRECTES DIVERSES

J'entends par actions parasitaires *indirectes*, celles qui suscitent, chez l'hôte, une réaction physiologique ou éthologique généralisée (systémique) ou une réaction non traumatique de tissus sans contiguïté avec le parasite. Toutes présentent un caractère *passif* au sens de PANTEL (1899 : 63).

Vu son importance, je traite à part de l'action sur les fonctions génitales des hôtes (cf. Sect. D et E, castration parasitaire).

En dehors de celle-ci et des eas de sarcophagie (cf. Chap. IX, Sect. A3), les actions parasitaires des larves de *Phasiinae* sur les Hétéroptères ne sont guère décelables par l'étude anatomique. Ce fait, déjà constaté par DUFOUR (1827 : 258) et PANTEL (1910 : 124-125), a été confirmé par BEARD (1940 : 646-649) et FEDOTOV (1947 : 57-58) qui ont méthodiquement passé en revue les principaux organes des punaises parasitées sans y constater de dommages appréciables (1).

Les seules réactions indirectes qu'il faille envisager seront donc physiologiques ou éthologiques. La plupart de celles déjà alléguées ont été retenues au vu d'un nombre limité d'observations qui ne représentent peut être que de simples concomitances. L'énumération suivante est donc destinée surtout à servir d'introduction pour une étude ultérieure plus approfondie de la question.

1° L'action d'une larve de *Phasiinae* sur la vitesse du développement d'un hôte préimaginal est inconnue; quoiqu'en aient dit WORTHLEY (1924 : 15), HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) ou GALICHET (1956 : 39, 41), il est cependant certain que la présence d'une larve de *PHASIINAE* parasite n'inhibe pas la mue imaginale de l'hôte (2). Les larves de *Phasiinae* ne parvenant à maturité que chez les punaises adultes (cf. Chap. IX, Sect. B2), cette circonstance favorise la survie des espèces qui infestent régulièrement des hôtes préimaginaux.

2° SOUTHWOOD & LESTON (1959 : 18) font état d'adultes « under-sized » d'*Acanthosoma haemorrhoidale* parasités par une « tachinid fly larva » indéterminée. Je n'ai jamais observé que les Hétéroptères infestés avant la mue imaginale — ce qui serait nécessairement le cas — fussent plus petits que normal. *A. haemorrhoidale* étant de taille assez variable, l'observation citée appelle confirmation.

3° Une influence des *Phasiinae* sur la pigmentation des hôtes a été avancée par TISCHLER (1939 b : 1276; inhibition de l'allochromie d'hivernage), SOUTHWOOD & LESTON (l. c. : mélanisation) et moi-même (1951 b : 263-264; inhibition ou exaltation de l'allochromie de reproduction selon le stade du parasite). L'allégation repose dans les trois cas sur des observations isolées.

(1) Sans revenir sur ce point bien établi, on remarquera que divers organes à métabolisme élevé n'ont encore donné lieu à aucune observation. Telles sont, notamment les mesothorax et ectothorax des ♂♂, les cryptes à symbiontes (spécialement chez les ♀♀), la partie sécrétrice des glandes odorantes sternales ou dorsales (en particulier chez ceux des Hétéroptères où elles présentent un important dimorphisme sexuel; cf. CARAYON 1948, DUPUIS 1952 a : 4, 1959 : 51).

(2) BEARD (1940 : 643) s'en est assuré; j'ai personnellement observé la mue imaginale de Pentatomides au stade V hôtes de *Phasiinae* divers; j'ai en outre récolté, à l'état d'imago, nombre d'hôtes manifestement infestés à un stade antérieur.

4° BEARD (1940 : 647) a noté une sensible augmentation de la consommation d'oxygène par les *Anasa tristis* hôtes de larves III de *Trichopoda*, mais ses données relatives aux larves II n'autorisent pas, sur l'ensemble du sujet, des conclusions bien certaines.

5° Toute idée d'immunité humorale ou tissulaire acquise par l'hôte consécutivement à l'infestation par une première larve de *Phasiinae* doit être écartée (cf. Chap. XI, Sect. C).

6° L'influence des larves parasites sur la mortalité et la longévité des hôtes a été évoquée au Chap. V, Sect. E : certains taux de parasitisme particulièrement élevés pourraient tenir à une longévité des punaises parasitées plus grande que celle des individus indemnes en activité génitale; pour expliquer l'hivernage accidentel d'imagos de *Picromerus bidens* (F.), LESTON (1955 : 109) invoque cette hypothèse qui reste, en vérité, à vérifier au laboratoire en suivant, dans des conditions optimales, des Hétéroptères indemnes et parasités.

7° Ayant récolté à diverses reprises, dans la strate herbacée, des Pentatomides arboricoles qu'une larve III de *Phasiinae* s'apprêtait à quitter, je serais disposé à admettre, avec WEBER (1930 : 473) et FEDOTOV (1947 : 56), certaines altérations du comportement moteur des Hétéroptères parasités (1).

Pour WEBER (*l.c.*) ces modifications du comportement résulteraient de lésions parasitaires des muscles alaires de l'hôte; sous réserve du cas — à préciser — des punaises infestées avant la mue imaginale, l'explication ne me convainc pas; les larves III de *Phasiinae* commettent en effet leurs plus gros dégâts dans l'abdomen des punaises et même les plus sarcophages d'entre elles laissent intacts les muscles thoraciques des hôtes. L'hypothèse d'un affaiblissement général des hôtes (HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 25, GALICHET 1956 : 39) me semble plus satisfaisante.

Mais ces appréciations concernent surtout les hôtes de larves mûres et je pense, avec FEDOTOV (1947 : 56), qu'en général la présence des larves de *Phasiinae* n'affecte pas le comportement de relation des punaises. En effet, j'ai le plus souvent récolté mes Hétéroptères parasités au sein de populations en majeure partie indemnes occupant leurs niches écologiques normales, et, par ailleurs, je ne puis attribuer les infestations simultanées à une modification parasitaire du comportement de l'hôte (cf. Chap. XI, sect. C).

8° Les punaises parasitées, dont le tube digestif est intact, continuent indubitablement à s'alimenter (v. par ex. HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 25), mais le renforcement de leur activité trophique n'est encore qu'une hypothèse (FEDOTOV 1947 : 57; v. aussi Chap. IX, Sect. A).

9° Les Hétéroptères parasités des deux sexes conservent leurs capacités de copulation (sinon de fécondation, cf. Sect. D et E); plusieurs auteurs l'ont constaté (MICHALK 1933 : 129, 1940 : 166; HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 25; BEARD 1940 : 653; OTTEN 1943 : 137; FEDOTOV 1947 : 56; GALICHET 1956 : 39) et je m'en suis assuré à diverses reprises (cf. p. ex. Contr. XV : 71, n.).

10° Les altérations quantitatives de la capacité de ponte des ♀♀ parasitées sont certaines (cf. Sect. D); qualitativement la fonction ovipositrice demeure normale comme en témoigne le dépôt — maintes fois observé — des œufs formés avant la castration.

(1) C'est du reste ce que suppose la sélection spatiale des Hétéroptères indemnes et parasités (cf. Chap. V, Sect. E2, discussion du Tabl. 9 de VIKTOROV 1960 a).

D — CASTRATION PARASITAIRE DES FEMELLES

La « castration parasitaire proprement dite, ou altération parasitaire des gonades » (PANTEL 1912 : 137), représente une action parasitaire *indirecte* qui peut affecter les imagos (¹) des Hétéroptères des deux sexes hôtes de larves de *Phasiinae*. Elle est décelable par la dissection ou par l'étude du résultat des copulations et des pontes. Je réserve à la section suivante le cas de la castration des ♂♂, encore mal connue et, apparemment, assez particulière.

Dans le cas des hôtes ♀♀ (cf. Contr. III : 228-229), l'étude anatomique de la castration par les *Phasiinae* a été envisagée sommairement par divers auteurs (DUFOUR 1827 : 258; KHLEBNIKOVA 1927 : 208; OTTEN 1940 : 324) et examinée plus en détails par BEARD (1940 a; données résumées in 1940 b), FEDOTOV (1947; données préliminaires in 1944) et VIKTOROV (1960 a).

Du point de vue *physiologique*, ces trois derniers auteurs, après d'autres (VASSILIEV 1913; 65; MILLIKEN & WADLEY 1923 : 31; HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 26; OTTEN 1940 : 324), ont observé, de la part de ♀♀ parasitées, des pontes variablement importantes et espacées.

Confrontées aux données générales de PANTEL (*l. c.*) et aux résultats de mes propres dissections, les observations à la lois *anatomiques et physiologiques* de WORTHLEY (1924 : 14) m'ont permis, en 1948 (Contr. III : 229), d'attribuer les divergences d'avis des auteurs à une « différence de degré dans l'action du parasite selon qu'il a hiverné (forte castration parasitaire) ou non (moindre castration) dans son hôte ». Cependant, les données de ZWÖLFER (1932 : 184) m'apparaissent alors comme une exception non explicable et je n'avais pu totalement mettre à profit les observations de BEARD (*l. c.*) et de FEDOTOV (*l. c.*).

Un réexamen de la question de la castration des Hétéroptères ♀♀ par les *Phasiinae* me semble donc opportun. La critique de ZWÖLFER, l'analyse des données de BEARD et de FEDOTOV, les observations récentes de VIKTOROV (1960 a : 111-112) et l'ensemble de mes données inédites me permettront de confirmer la distinction établie en 1948. Je pourrai même la préciser, en reconnaissant une castration prépubertaire, une castration post-pubertaire (correspondant, *grosso-modo*, aux infestations pré- et post-hivernales) et quelques effets accessoires, surtout mécaniques.

Quoique les faits invoqués n'aient encore été vus, dans l'ensemble, que superficiellement, je me permettrai de discuter leur signification générale, car le courant des recherches expérimentales en physiologie des Insectes suggère, dès à présent, d'intéressantes hypothèses de travail. L'on ne verra, je l'espère, dans cette attitude, que le désir d'attirer l'attention sur une question importante.

(¹) Je n'ai pas examiné l'action éventuelle des larves de *Phasiinae* sur les gonades des hôtes préimaginaux.

1. — L'ACTIVITÉ OVARIENNE CHEZ LES HÉTÉROPTÈRES

A l'exemple de PANTEL (1899 : 64) et de FEDOTOV (1947 : 59), je tiens à exposer — avant l'examen des faits de castration — ce que l'on sait de l'évolution physiologique normale de l'ovaire chez les punaises indemnes et, tout d'abord, quelques points d'anatomie.

L'ovaire des Hétéroptères est, généralement, du type « fasciculé, et exceptionnellement, du type « pectiné » (genres *Oncoccephalus* — cf. CARAYON 1950 : 474 — et *Elasmucha* — cf. DUDA 1885 : 99 et DUPUIS 1955 a : 261).

Quoique assez variable dans le sous-ordre (MIYAMOTO 1957, 1959), le nombre des ovarioles est de 7 par ovaire dans la grande majorité des espèces (cf. CARAYON *l. c.*).

Chaque ovariole, du type télotrophique, comprend deux parties distinctes : l'une antérieure, *trophique*, où s'effectuent en totalité ovogenèse, vitellogenèse et choriogenèse; l'autre basale, purement *évacuatrice*, connue sous le nom de *pédicelle* et où les œufs mûrs s'accumulent sans subir la moindre modification.

La partie trophique est aérée par les ramifications de grosses trachées issues des premiers stigmates abdominaux (BEARD 1940 : 599; TROUKHANOV 1947 : 27; BONHAG & WICK 1953, pl. 10, fig. 30; NAYAR 1958 : 240); la trachéisation des pédicelles est, comparativement, inexistante (observations personnelles). Au demeurant, ces deux parties se différencient précocement (cf. WICK & BONHAG 1955, pl. 4, fig. 7) et n'ont ni la même structure (*ibid.*, pl. 3, fig. 5), ni la même physiologie.

L'anatomo-histologie et le fonctionnement de la partie trophique sont les mieux connus (cf. BONHAG & WICK *l. c.* : 207-215). A son maximum d'activité, cette partie présente, antérieurement, un *germarium* (lieu d'alimentation des ovoocytes par cordons trophiques) et, postérieurement, un *vitellarium*. Ce dernier, compartimenté en un nombre variable de follicules (cf. GROSS 1901, fig. 1-4) assure, par ses parois, la nutrition des ovoocytes après la résorption des cordons trophiques et également la choriogenèse (cf. BEAMENT 1946).

Les pédicelles, beaucoup trop mal connus, ont, apparemment, la même structure que les oviductes pairs et ne semblent prendre aucune part à la croissance des œufs et à la choriogenèse. Ils présentent toutefois, dans certains cas, des modifications importantes que je mentionnerai dans les paragraphes suivants, proprement relatifs à la physiologie de l'ovaire des Hétéroptères.

a — Phases de l'activité ovarienne

Chaque œuf d'Hétéroptère⁽¹⁾ se trouve impliqué dans quatre phases successives du fonctionnement ovarien : deux phases antérieures à l'ovulation (ponte ovarienne) et observables dans la partie trophique des ovarioles, deux phases consécutives à l'ovulation et observables dans le pédicelle et au-delà.

(1) J'exclus de la discussion tous les cas particuliers éventuels, notamment celui des formes vivipares.

La *phase I* — première phase trophique — représente la période de croissance de l'ovocyte dans le *germarium*, selon le type banal de nutrition par cordons trophiques issus de l'apex de l'ovariole.

La *phase II* — deuxième phase trophique — représente une période de vitellogénèse et de choriogénèse; l'ovocyte, ayant perdu ses relations trophiques avec l'apex de l'ovariole, reçoit sa nourriture des parois du follicule.

Ces deux phases ont été décrites par GROSS (1901 : 19, 60) et confirmées par WIGGLESWORTH (1936 : 109), BONHAG (1955 : 381), NAYAR (1958 : 241), JOHANSSON (1958 : 12), etc.

La *phase III* — première phase post-trophique — est une période de réentée de l'œuf après l'ovulation. Malgré divers travaux (cf. GROSS 1901 : 21, BONHAG & WICK 1953 : 214), l'éclosion de l'œuf hors du follicule et le sort de celui-ci après l'ovulation (formation de « corps jaunes ») ne sont pas bien connus.

Quoiqu'il en soit, les faits caractéristiques de l'activité ovarienne à cette phase ne concernent plus l'œuf mûr et définitif tombé dans le pédicelle, mais les pédicelles eux-mêmes. Ceux-ci présentent alors un gonflement et un élargissement considérables qui, dans plusieurs genres (*Dolycoris*, *Carpocoris*, *Aelia*), s'accompagnent de l'acquisition d'une coloration très vive (rose, jaune...). Ces modifications que les auteurs, pour la plupart, paraissent avoir négligées persistent après la ponte (cf. WOODWARD 1952 : 177, 180, 205).

La *phase IV* — deuxième phase post-trophique — représente la ponte proprement dite. Ses modalités sont assez diverses du fait des combinaisons qu'autorisent les variantes spécifiques des 3 paramètres suivants :

- nombre de cycles d'activité ovarienne (le plus souvent les Hétéroptères ne présentent qu'un seul cycle ovarien; toutefois, NAYAR [1958 : 238] en a clairement vu un second chez *Iphila limbata*);
- nombre d'œufs produits au cours d'un cycle dans chaque ovariole;
- délai entre la maturation des œufs consécutifs (la taille relative des ovocytes donne une idée de ce délai, qui peut être faible lorsque les œufs en cours de maturation ont des tailles voisines [cas d'*Oncopeltus fasciatus*, cf. BONHAG 1955 : 390-391] voire nul si plusieurs œufs mûrissent synchroniquement [cas de *Pyrrhocoris apterus*, cf. GROSS 1901 : 6, fig. 4]).

Les Hétéroptères dont on a jusqu'ici étudié la castration par les *Phasinae* présentent un seul cycle ovarien et leurs œufs parviennent à maturité, successivement ou simultanément, par 2 à 4 à la fois, dans chaque ovariole.

b - Facteurs de l'activité ovarienne

L'activité ovarienne des Hétéroptères obéit à des facteurs trophiques, endocrines, abiotiques et parasitaires (cf. TEPLYAKOVA 1947 : 101-112). Les facteurs parasitaires faisant l'objet de 2 ci-après et l'action des facteurs externes abiotiques semblant assez banale, je n'examinerai ici que les deux premiers.

1° FACTEURS TROPHIQUES Il existe assurément (renseignements oraux de J. CARAYON) des Hétéroptères autogènes, i. e. pondant dès après la mue imaginale. Cependant, chez tous ceux actuellement connus comme

hôtes des *Phasinae*, une période plus ou moins longue d'alimentation préalable est indispensable.

Dans cette première période de la vie imaginaire, la punaise s'alimente et accumule du corps gras. Ses ovaires demeurent juvéniles, ce qui indique que la prise d'aliments frais ne suffit pas à déclencher l'ovogenèse.

Cette période est suivie, directement ou après l'hivernage, par la période d'activité ovarienne. L'insecte continue — ou recommence — à s'alimenter. Cependant, ses réserves de corps gras, jusqu'alors intactes (ou peu touchées par un éventuel hivernage), diminuent rapidement, en même temps que l'activité ovarienne se manifeste et s'intensifie. Ce fait est bien connu (cf. TEPLYAKOVA 1947 : 107, WOODWARD 1952 : 192-193, 206) et je l'ai vérifié à maintes reprises par la dissection (cf. par exemple DUPUIS 1951 b). La consommation du corps gras paraît donc concomitante de l'ovogenèse.

Cependant, la maturation des œufs exigeait, simultanément une prise d'aliment frais, ainsi que l'ont indiqué — sinon totalement démontré — FEDOTOV (1946 : 248, 1947 b : 77), ARNOLDI (1947 : 161), SCHUMAKOV, VINOGRADOVA & IAKHIMOVITCH (1954 : 101), STROGAIA (1955 : 125), etc.

Ainsi qu'il est de règle chez les Insectes en général (cf. JOHANSSON 1958 : 89), l'inanition chez les Hétéroptères inhibe la maturation des œufs (cf. GALLIARD 1935, fig. 16 D; WIGGLESWORTH 1936 : 109; LARSÉN 1938 : 329; TEPLYAKOVA 1947 : 108-109, 1955 : 778; JOHANSSON 1954 : 89; FEDOTOV & BOTCHAROVA 1955 : 270).

L'analyse de ce fait purement global apporte d'intéressants éléments d'appréciation sur les facteurs trophiques de l'activité ovarienne.

On remarquera, tout d'abord, que l'inanition ne suffit pas à déclencher la mobilisation du corps gras au profit des ovaires (ce que le repos génital d'hivernage indiquait déjà).

On notera, en second lieu, que l'inanition n'a pas les mêmes effets sur toutes les phases de l'activité ovarienne. WIGGLESWORTH (1936 : 109) et JOHANSSON (1958 : 84) ont montré qu'elle n'inhibe pas la phase I de formation des ovocytes. Ce n'est qu'au cours de la phase II, après la rupture des cordons trophiques, que le développement des ovocytes des punaises inanitiées se trouve arrêté. D'après mes observations (DUPUIS 1951 b), l'inanition n'affecte en rien la phase III (gonflement des pédicelles). Enfin, il est de constatation courante qu'elle n'empêche nullement un Hétéroptère de pondre (phase IV) les œufs formés avant l'inanition.

A ne considérer que les facteurs trophiques de l'activité ovarienne, il apparaît en définitive :

1° que les phases III et IV sont indépendantes de la phase II;

2° que la phase II dépend, à la fois, de la phase I, de la mobilisation du corps gras et de la prise d'aliments frais.

La phase I, d'une part (cf. inanition), et la prise d'aliments frais, d'autre part (v. *supra*), ne suffisant pas à assurer la mobilisation du corps gras, il semble que celle-ci, et par conséquent la phase II, soit sous l'influence directe ou médiate de quelque facteur additionnel.

2° FACTEURS ENDOCRINES — L'on peut considérer comme démontré que les *corpora allata* jouent, chez l'imago ♀ des Insectes, un rôle stimulant ou régulateur de la vitellogenèse (v. revues in PALM 1948 : 71-73, NAYAR

1958 : 234, 245; JOHANSSON 1958, tabl. 6 p. 66; RAABE 1959 : 290-295), voire du métabolisme en général (WIGGLESWORTH 1954 : 80-83) et, en tout état de cause, de celui des lipides (WEED-PFEIFFER 1945; POSSOMPÈS 1954 : 274).

Chez les Hétéroptères, WIGGLESWORTH (1936 : 107), TEPLYAKOVA (1947 : 102, fig. 5), NOVAK (1951 : 5) et NAYAN (1956 : 85, 1958 : 239 et fig. 3) ont mis en évidence un accroissement du volume du *corpus allatum* des ♀♀ au cours de la vie imaginaire, voire une relation directe entre cet accroissement et l'activité ovarienne.

De plus, WIGGLESWORTH a démontré l'intervention du *corpus allatum* dans la vitellogenèse en obtenant la production d'œufs chez des ♀♀ de *Rhodnius prolixus* allatectomisées (et de ce fait stériles) mises en parabiose avec des ♀♀ normales (1936 : 108) ou avec des larves IV (1948 : 10). JOHANSSON (1954 : 89, 1958 : 88-90) a confirmé cette intervention, en montrant que des ♀♀ inanitiées d'*Oncopeltus fasciatus* et de *Lygaeus kalmi* recouvraient, par implantation de *corpus allatum* de ♀♀ en activité génitale, la faculté de mobiliser le corps gras pour la production des œufs. Ces faits globaux appellent une analyse, si sommaire puisse-t-elle être en l'état actuel des recherches.

WIGGLESWORTH (1936 : 109) a établi que chez les ♀♀ de *Rhodnius* allatectomisées, la phase I de l'ovogenèse (nutrition aérotrrophique des ovocytes) se poursuivait normalement mais que, par contre, sa phase II (nutrition folliculaire) se trouvait inhibée.

L'éventualité d'un contrôle endocrinien de l'activité pédicellaire (phase III) n'a pas été examinée. Mes observations sur les *Dolycoris* inanitiés et parasités me permettent d'indiquer que les pédicelles se développent très appréciablement (gonflement, coloration), même lorsque l'activité folliculaire est nulle. L'action des larves de Phasiinae démontre donc, mieux qu'une intervention expérimentale, l'indépendance des parties trophique et évacuatrice de l'ovariole. Cette indépendance implique : 1° que l'activité des follicules ne contrôle pas celle des pédicelles (bien que toutes deux se succèdent chez l'Hétéroptère normal) et 2° que, si l'activité folliculaire dépend du contrôle d'un organe endocrinien inhibé par l'action des parasites, les pédicelles échappent à ce contrôle ou y sont beaucoup moins sensibles.

Le contrôle endocrinien de la ponte (phase IV) est envisagé par NAYAN (1958 : 244) qui constate que l'injection de sang, de région neurosécrétoire cérébrale ou d'extraits d'ovaires de ♀♀ gravides déclenche la ponte des ♀♀ subgravides d'*Iphita limbata*. NAYAN suppose l'existence d'une hormone ovarienne modifiant l'activité neurosécrétoire cérébrale dans le sens d'une inhibition de l'action vitellogène du *corpus allatum* et d'une stimulation de la ponte; il ne précise cependant pas quelle partie de l'ovaire sécrète cette hormone qui ne provient pas des œufs.

A ne considérer que les facteurs endocrines de l'activité ovarienne, il apparaît donc :

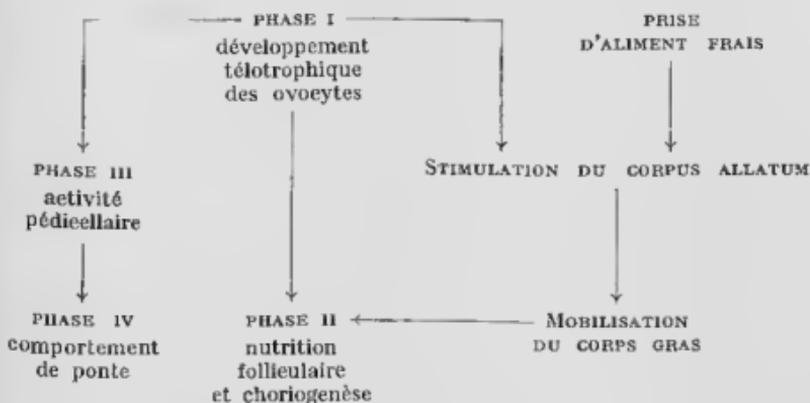
1° que les phases III et IV sont indépendantes, voire — au moins pour la phase IV — antagonistes, de la phase II;

2° que la phase II dépend, à la fois, de la phase I et d'une modalité spécifique d'action du *corpus allatum*.

Ces conclusions, en parfait accord avec celles tirées de l'étude des facteurs trophiques, tendent à prouver que l'activité du *corpus allatum* représente le facteur additionnel cherché, susceptible de contrôler la mobilisation du corps gras pour la vitellogenèse.

Il semble probable, du reste, que l'activité du *corpus allatum* soit, à son tour, sous le contrôle direct ou indirect de maints facteurs, parmi lesquels l'on peut envisager l'intégrité de son innervation (WIGGLESWORTH 1948 : 11), la neurosécrétion cérébrale (NAYAR 1958 : 240) et probablement la quantité et la qualité de l'alimentation (JOHANSSON 1958 : 102, 104-105). Ce dernier point expliquerait la nécessité de l'aliment frais.

En définitive, l'on peut se représenter les chaînes de réactions dans l'activité ovarienne des Héétéroptères, de la manière suivante :



Ce schéma, même provisoire, permet d'aborder l'étude de la castration parasitaire des Héétéroptères ♀♀ par les *Phasiinae*.

2. — LES FAITS DE CASTRATION CHEZ L'HÔTE FEMELLE

Les données publiées par les auteurs sur la castration des ♀♀ d'Hétéroptères par les larves de *Phasiinae* ont un caractère nettement disparate : les hôtes apparaissent tantôt totalement castrés, tantôt capables de pondre des œufs féconds.

En réalité, ces différences tiennent au moment du cycle physiologique des hôtes auquel se rapportent les observations. Je traiterai donc ci-après de deux types de castration, intervenant à deux moments extrêmes du cycle physiologique des ♀♀ : la castration post-pubertaire et la castration prépubertaire. Les différences observées peuvent en outre se compliquer d'effets accessoires divers que j'étudierai à part.

a - Castration post-pubertaire

La castration « post-pubertaire » — que j'examine en premier lieu comme étant la mieux connue — est celle que subit une ♀ d'Hétéroptère postérieurement à sa première ponte ovarienne.

Elle s'observe chez des hôtes en activité génitale, donc à la belle saison, aussi l'ai-je considérée (Contr. III : 229) — et VIKTOROV (1960 a : 112) a fait de même — comme une castration post-hivernale. Cependant, elle ne dépend des saisons qu'autant que celles-ci gouvernent l'activité génitale des punaises. Chez les espèces plurivoltines, ou pourra l'observer lors de l'activité génitale de chacune des générations de printemps et d'été.

La castration post-pubertaire est pratiquement la seule que BEARD (1940) et FEDOTOV (1947) aient prise en considération.

Parce que la larve III de *Trichopoda pennipes* abandonne son hôte à la fin de l'hivernage, avant qu'il n'arrive dans les champs, BEARD (l. c. : 642) n'a pas observé les *Anasa tristis* d'hivernage, sauf en élevage (p. 656). Même en ce cas, il n'a guère étudié l'action du Phasiinae sur la punaise en repos génital, car, à un individu près (p. 653, v. b *infra*), toutes ses données concernent des ♀♀ à pédicelles remplis d'œufs mûrs (p. 651).

FEDOTOV n'a disséqué que 85 *Eurygaster* parasitées (l. c. : 53), dont 6 seulement (p. 52-53) récoltées en hivernage, et de sexe non précisé; à l'exception d'un seul cas de castration prépubertaire caractérisée (p. 61, fig. 16, v. b *infra*), ses données se rapportent toutes à des ♀♀ manifestement infestées au cours de leur période d'activité génitale.

Les observations de ZWÖLFER (1932 : 184) concernent également des hôtes en activité génitale. J'ai admis en 1948 (Contr. III : 229) que les *Eurygaster integriceps*, hôtes de « *Phasia crassipennis* » et capables de pondre, signalées par cet auteur, représentaient des ♀♀ chez lesquelles la larve du Diptère avait hiverné. ZWÖLFER indique en effet que « die erwachsenen Parasitenlarven verlassen ... ihre Wirtstiere von Mitte April bis Mitte Mai » et que « stets konnten sie nur aus vorjährigen Adultis von *E. integriceps* gezogen werden ». Mais il n'affirme nullement que les larves provenaient de punaises infestées avant l'hiver. En fait, l'on a vu (Chap. V, Sect. C) qu'il s'agissait probablement de larves issues d'une première génération précoce de *Clytiophasia dalmatica* et, par suite, d'une infestation d'hôtes d'ancienne génération après leur retour à la vie active.

Ces précisions établies, je crois pouvoir reconnaître, à la castration post-pubertaire des Hétéroptères ♀♀ par les Phasiinae, une caractéristique essentielle : l'électivité pour les follicules ovariens.

L'effet de castration est limité à la partie trophique des ovarioles; sauf effets accessoires éventuels (v. c *infra*), les pédicelles, les œufs mûrs qu'ils renferment et les oviductes pairs ne sont nullement touchés. BEARD (l. c. : 654) et VIKTOROV (1960 : 112) le soulignent convenablement, et tous les exemples et toutes les figures de FEDOTOV (1947 a) le confirment.

En outre, seule la région folliculaire (*vitellarium*) de la partie trophique de l'ovariole se trouve constamment affectée. Des *germaria* renfermant des ovocytes et trophocytes intacts sont signalés par BEARD (p. 651) et j'ai moi-même observé des follicules castrés, surmontés de *germaria* en bon état. Je n'exclus cependant pas l'éventualité d'une extension secondaire aux *germaria* de la dégénérescence des *vitellaria*.

L'électivité de la castration et l'intégrité des voies évacuatrices expliquent que les ♀♀ parasitées puissent pondre leurs œufs arrivés à matu-

rité avant la castration⁽¹⁾. Elles obligent à juger de l'intensité de la castration d'après l'état de la partie trophique des ovarioles et non point d'après le nombre d'œufs mûrs restant à expulser.

Sur cette dernière base, BEARD (p. 652) admet que la castration est fonction de l'âge du parasite et ne deviendrait évidente qu'à partir de la fin de son stade II (p. 649). Pour FEDOTOV (p. 59, fig. 10), elle serait sensible dès son stade I, mais les données invoquées sont criticables (v. *infra*). D'après VIKTOROV (1960 : 112), elle se produirait après la fixation de la larve II aux trachées de l'hôte.

On notera, à ce sujet, que la larve doit exercer un minimum d'action, car les larves introduites chez des hôtes où elles ne s'alimentent pas, n'y provoquent aucune castration (observations personnelles sur les *Dyscercus* infestés par diverses *Gymnosoma*). La condition *sine qua non* d'une action parasitaire de la part des larves de *Phasiinae* étant la formation du siphon respiratoire, qui peut intervenir lorsque la larve se trouve au stade I ou II (v. Chap. IX), les divergences d'opinion enregistrées n'ont donc rien d'irréductible. J'estime pour ma part que l'altération des follicules peut se trouver réalisée par des larves très jeunes; par ailleurs, je n'ai pas constaté de différences dans l'action des larves II et III qui est toujours maximale.

Quant à la nature de la castration, il semble bien que ce phénomène résulte d'un arrêt du développement pouvant, par conséquent, affecter d'emblée le follicule à tout stade. Sans doute BEARD (p. 650-651) et FEDOTOV (p. 59-60) ont-ils mentionné des aspects histologiques et anatomiques impliquant des processus de nécrose et d'hystolyse, mais cette dégénérescence pourrait représenter une conséquence de l'arrêt du développement plutôt qu'une action parasitaire spécifique continue. En effet, TEPLYAKOVA (1955 : 778) et FEDOTOV & BOTCHARDVA (1955 : 270) ont pu l'assimiler aux effets de l'inanition ou du DDT.

BEARD (p. 652) conclut, de l'aspect histologique des faits, à une irréversibilité de la castration. FEDOTOV (p. 58) admet, au contraire, que certains hôtes puissent provoquer la mort du parasite et recouvrer leurs capacités de reproduction. Cependant, il n'a disséqué que des hôtes de la nature dont la date d'infestation lui était inconnue et il n'indique pas le stade des larves considérées. L'on est donc en droit de penser que celles-ci étaient mortes, soit antérieurement à l'hivernage, avant toute activité génitale des punaises, soit au premier printemps, dès leur entrée dans des ♀♀ gravides (j'ai constaté quelques cas de ce genre); dans les deux hypothèses, la castration ne s'étant pas produite, son irréversibilité ne saurait se trouver en cause.

BEARD (p. 652) et FEDOTOV (p. 59) ont admis que l'ovaire du côté où se trouve la larve parasite témoigne d'une castration plus précoce et plus intense que la gonade symétrique.

Si l'on entend, correctement, par « castration », l'action sur le développement des follicules, la symétrie de la castration est seule soutenable. Quelle que soit la modalité pré- ou post-pubertaire de la castration, j'ai toujours constaté une atrophie symétrique des follicules (à quelques exceptions près peu significatives car, chez l'Hétéroptère indemne, la vitellogenèse

(1) FEDOTOV (p. 59) fait état d'un « arrêt de l'évacuation des œufs mûrs hors des ovaires » avec d'autant moins de raison que son matériel, peu abondant, ne paraît pas avoir donné lieu à des observations sur le vivant.

n'est pas toujours égale dans tous les ovarioles à la fois, v. par ex. JOHANSSON 1958 : 14-15).

Au surplus, l'opinion discutée repose, en dernière analyse, sur deux cas non probants. BEARD avance comme argument essentiel une expérience rapportée par fragments disséminés en divers points du texte (p. 652, 654) avec tant d'imprécisions et de contradictions qu'il n'est pas même possible de l'examiner ou de la reproduire. FEDOTOV (p. 59) donne en exemple le cas unique d'une ♀ hôte de deux larves I, stade auquel l'action parasitaire est problématique ! Je pense donc que BEARD et FEDOTOV se sont surtout, là encore, laissés impressionner par le contenu des *pédicelles*, lequel varie aléatoirement d'un ovaire à l'autre, sans préjudice des irrégularités du rythme de ponte que peut imposer (? mécaniquement) la présence d'une larve parasite (cf. OTTEN 1940 : 324).

b — Castration prépubertaire

Je qualifie de « prépubertaire » la castration résultant de l'action d'une larve de *Phasiinae* sur une ♀ d'Hétéroptère avant la ponte ovarienne de son premier œuf mûr.

Ce type de castration peut affecter l'hôte à la belle saison ou au sortir de l'hivernage. L'ayant tout d'abord observé dans ce dernier cas, je l'avais précédemment considéré (Contr. III : 229) comme une castration d'hivernage. Il n'a pratiquement pas été étudié.

WORTHLEY (1924 : 14) signale simplement qu'*Anasa tristis* ayant hébergé, durant l'hivernage, la larve de *Trichopoda*, « in all cases so far observed, has not been able to commence egg-laying ».

BEARD (1940 : 653) n'a observé qu'un seul cas qu'il décrit en ces termes : « A third instar maggot was surgically removed from a female squash-bug which had just appeared in the field from hibernation (June 8, 1938). Other bugs taken at the same time showed incomplete development of the ovaries, and so it is assumed that the ovaries of this female, too, were underdeveloped. Although this bug lived a total of 36 days following the operation and mated frequently, no eggs whatever were deposited. Autopsy showed the ovaries to be in a state of complete atrophy ».

FEDOTOV n'a également observé qu'un seul cas de castration prépubertaire (p. 61 et fig. 16), avec, pour conséquence, « un degré extrême de dégénérescence des ovaires ».

J'ai précédemment décrit (Contr. III : 212) la castration parasitaire d'*Eurydema oleracea* par les larves de *Clytiomyia continua* de la génération qui hiverne dans l'hôte : « les ovaires d'une *E. oleracea* parasitée sont très aplatis et plaqués contre la paroi sternale de l'abdomen, les œufs n'ont absolument aucun développement (les témoins indemnes, capturés à la même date, présentent des ovaires bien développés, où l'on peut compter les œufs en voie d'accroissement et dont certains ont déjà leur forme en tonnelet qui est celle de la ponte) ».

VIKTOROV (1960 a : 112) indique sommairement que, chez les ♀♀ d'*Eurygaster integriceps* infestées avant l'hivernage et « revenues au printemps dans les champs, les ovaires demeurent dans un état rudimentaire, bien que ces punaises puissent vivre assez longtemps après l'abandon par les larves du *Phasiinae* ».

Ce sont là les seules observations dont on dispose, d'abord parce que les Hétéroptères se révoltent moins facilement en hivernage et au printemps qu'à la belle saison, en second lieu parce que nombre d'imagos parasités au sortir de l'hivernage sont totalement vidés par la larve de *Phasiinae*, enfin parce qu'au début du printemps, les larves issues d'une génération précoce de *Phasiinae* attaquent les hôtes en activité génitale (d'où, à la limite, confusion possible des deux modalités de castration).

En complétant ces données par mes observations inédites, je puis préciser les caractéristiques de la castration prépubertaire des ♀♀ d'Hétéroptères et constater que celle-ci ne diffère pas, dans son essence, de la castration post-pubertaire.

Dans le cas de *Clytiomyia*, que j'ai décrit en 1948, l'action du parasite n'a été saisie qu'au moment où il abandonne l'hôte, alors qu'elle se double d'un effet mécanique (laminage des ovaires) interdisant l'observation de la castration à l'état pur.

Par contre, dans le cas inédit de *Dolycoris* infestés avant l'hivernage par des larves de *Cylindromyia* et disséqués au printemps après qu'ils aient recouvré leur activité, mais le parasite demeurant au stade II, j'ai pu étudier d'assez près le sort des follicules et des pédicelles.

J'ai trouvé les follicules absolument indifférenciés, très courts et de faible diamètre, fripés et pour ainsi dire desséchés dans le lacis des trachées de l'ovaire. Les pédicelles, au contraire, témoignent d'une excellente condition physiologique (les effets de rupture sont accessoires et non généraux, v. r. *infra*); selon le degré de retour de l'hôte à la vie active, ils sont plus ou moins totalement gonflés et colorés; chez les hôtes les plus précoces, ils présentent même, alors que la vitellogenèse ne s'est cependant pas produite, l'aspect typique des pédicelles distendus et roses des ♀♀ gravides ou ayant poudu.

J'ai constaté des faits similaires (follicules fripés dans les trachées, pédicelles turgescents colorés) dans plusieurs autres couples hôte/parasite, soit à la fin de l'hivernage de l'hôte (*Dolycoris numidicus*/*Helomyia lateralis*), soit à la belle saison (*Dolycoris baccarum* / *Gymnosoma dolycoridis*; *Aelia acuminata*/*Cystogaster globosa*; *Carpocoris pudicus*/*Helomyia lateralis*).

Ces faits, déjà évoqués en 1, soulignent spectaculairement les différences physiologiques qui existent entre la partie trophique et la partie évacuatrice des ovarioles des Hétéroptères. Ils montrent que la castration prépubertaire, comme la castration post-pubertaire, est élective de la seule partie trophique.

Du point de vue de son intensité, la castration prépubertaire suppose, comme la précédente, un minimum d'activité du parasite; elle implique, en outre, un certain seuil d'activité ovarienne, car chez les ♀♀ en plein hivernage, l'état juvénile des ovaires est identique chez les individus indemnes et parasités (cas de *Beosus maritimus* indemnes ou hôtes d'*Allophorella obesa*, capturés en novembre et janvier dans la Région Parisienne).

Quant à sa nature, la castration prépubertaire ne diffère certainement pas de la castration post-pubertaire; toutefois, l'arrêt de développement portant sur un matériel ovarien plus jeune et moins différencié, les phénomènes de dégénérescence sont évidemment moins étendus. La castration n'en semble pas moins irréversible, ainsi que l'attestent les données de BEARD et de VIKTOROV rappelées ci-dessus.

c — Effets accessoires

Deux effets facultatifs viennent se superposer au processus fondamental de castration; ils ne sont pas encore établis avec suffisamment de précisions et je ne les examinerai que très sommairement.

1° LAMINAGE DES OVARIOLES — J'ai décrit l'effet de laminage des ovarioles (ovaires plaqués contre la paroi sternale de l'abdomen de l'hôte) dans le cas où une grosse larve III de *Clytiomyia continua* abandonne *Eurydema oleracea* au sortir de l'hivernage (Contr. III : 212).

J'ai, depuis, observé cet effet, en des circonstances similaires, dans quelques autres couples hôte/parasite (*Eurygaster hottentota* / *Clytiophasia dalmatica*; *Dolycoris numidicus* / *Gymnosoma dolycoridis*; *Aelia acuminata* / *Helomyia lateralis*).

L'expression « laminage des ovarioles » traduit l'apparence des faits mais implique, en outre, l'idée d'une action mécanique. Les larves II ne produisant pas d'effet semblable, cette idée s'accorde bien avec l'action d'une larve III volumineuse. Je ne suis pas sûr, toutefois, que l'effet de pression se trouve seul en cause. La stéatophagie, voire la sarcophagie du parasite et la déshydratation marquée du contenu de l'abdomen des hôtes favorisent peut-être ce laminage. En toute hypothèse, cependant, cet effet tardif demeure très contingent; il ne modifie en rien la castration des follicules; il peut se superposer à l'effet de rupture des pédicelles (v. *infra*).

2° RUPTURE DES PÉDICELLES — La rupture des pédicelles représente un effet spectaculaire, facultativement corrélatif de la castration prépubertaire, et non signalé jusqu'alors. Je ne l'ai encore observé que chez des *Dolycoris* hôtes de larves de *Cylindromyia* (38 cas dont 26 bien étudiés) ou de *Gymnosoma dolycoridis* (1 seul cas).

Sous sa forme la plus simple, il se traduit par une discontinuité totale entre les follicules et les pédicelles qui, dans l'ensemble des ovarioles, ne sont plus reliés que par un filament (? trachéen) ténu. Mais les ruptures peuvent être de niveau variable, multiples, et affecter tout ou partie seulement des ovarioles.

C'est ainsi que, dans un même *Dolycoris* l'on peut observer quelques ovarioles intacts, d'autres présentant une seule rupture plus ou moins basse (à la jonction follicule-pédicelle ou à des niveaux variables du pédicelle), certains, enfin, fractionnés par deux ou trois ruptures pédicellaires.

Les fragments de pédicelles qui demeurent attachés aux oviductes pairs sont souvent raccourcis et coalescents entre eux et l'on éprouve parfois quelque difficulté à individualiser les 7 pédicelles d'un ovaire ainsi lésé.

Dans les cas de castration prépubertaire, ces effets de rupture affectent aussi bien les ovarioles très jeunes que les pédicelles gonflés et colorés. Il est alors tout à fait curieux d'observer, sur les oviductes, les moignons roses des pédicelles, de petits fragments isolés de ceux-ci, également gonflés et colorés et, enfin, appendus aux follicules atrophiés, d'autres fragments plus ou moins longs, tout aussi roses et turgescents.

Dans les 26 cas les mieux étudiés du parasitisme de *Dolycoris* par des larves II de *Cylindromyia*, le niveau moyen des ruptures m'est apparu 12 fois plus bas, 3 fois plus haut dans l'ovaire correspondant au côté d'insertion

tion du siphon du parasite et 11 fois symétrique. Cette circonstance, jointe à l'irrégularité des ruptures, permet de croire à un effet d'ordre mécanique.

Divers points restent obscurs, notamment le caractère facultatif des ruptures, leur absence chez les hôtes ♂♂ et la limitation de mes observations aux hôtes du genre *Dolycoris*. Quoiqu'il en soit, l'effet de rupture n'altère ni la castration folliculaire, ni le devenir propre (gonflement et coloration) des pédicelles; il peut se superposer à l'effet de laminage.

3. — DISCUSSION

Sans entrer dans une longue discussion de données encore préliminaires, j'examinerai ici, à titre de résumé, les traits généraux de la castration des Hétéroptères ♀♀ par les *Phasiinae*, et, à titre d'hypothèse de travail, l'interprétation possible du phénomène dans ce cas particulier.

a - Traits généraux de la castration des Hétéroptères femelles

Le caractère le plus marquant de la castration des Hétéroptères ♀♀ par les *Phasiinae* est son *unité*. Réduites à leurs éléments fondamentaux, la castration prépubertaire et la castration post-pubertaire de ces hôtes, sont, en effet, rigoureusement comparables : dans l'un et l'autre cas, *la partie trophique des ovarioles subit seule une castration toujours identique*.

Les *pédicettes* ne subissent que des effets mécaniques accessoires (laminage, rupture) et *leur physiologie propre n'est pas affectée par la présence d'une larve de PHASIINAE*. Ils poursuivent normalement leur développement — toujours orienté dans le sens de la ponte — en fonction simplement de l'âge physiologique de l'hôte et des circonstances extérieures.

Chez une punaise parasitée qui hiverne, les pédicelles sont à l'état juvénile normal; chez une ♀ parasitée, observée au sortir de l'hivernage ou au début de sa période d'activité génitale, ils se gonflent et se colorent, même lorsqu'ils ont subi des ruptures (v. *supra*); chez une ♀ infestée alors qu'elle était déjà gravide, ils jouent normalement leur rôle de réservoirs d'œufs.

En dernière analyse, la castration parasitaire des Hétéroptères ♀♀ tire donc son caractère unitaire de son *électivité* pour la partie folliculaire de l'ovariole.

Le second trait marquant du phénomène est son *caractère systémique* car, à certains effets mécaniques près, la castration m'a paru parfaitement bilatérale (v. *supra*).

Enfin, troisième fait important, la castration observée ne représente pas une modalité spécifique d'action du parasite mais une *modalité spécifique de réaction des ovaires de l'hôte*. En effet, les ♂♂ réagissent différemment des ♀♀ (v. Sect. E) et d'autres facteurs que le parasitisme peuvent susciter, chez celles-ci, une réaction semblable à la castration.

C'est ainsi que FEDOTOV & BOTCHANOVA (1950 : 589, 1952 : 529-530) ont constaté que certains toxiques tels le DDT pouvaient entraîner, chez *Eurygaster integriceps*, une désorganisation de l'ovaire qu'ils ont ultérieurement rapprochée (1955 : 270) de celle que déterminent l'inanition ou les

larves de *Phasiinae* (v. aussi TEPLYAKOVA 1955 : 778). Quoique ces auteurs n'aient pas comparé le détail des phénomènes dans les divers cas, l'indication est à retenir, surtout en ce qui concerne l'inanition.

b - Mécanisme de la castration des Hétéroptères femelles

Pour PANTEL (1912 : 137), la castration d'un Insecte par une Tachinaire résulte du fait que la larve accapare « à son profit les matériaux nutritifs ou les réserves qui devraient pourvoir au plein développement somatique d'abord et germinal ensuite » de l'hôte.

Cette interprétation classique demeurait, jusqu'à présent, la seule que l'on puisse invoquer, la question n'ayant guère été posée depuis, vraisemblablement parce que les Tachinologistes étudient peu de parasites d'imagos.

L'interprétation de PANTEL semble, du reste, compatible avec les traits principaux de la castration des ♀♀. Tout d'abord, elle peut expliquer l'électivité du phénomène par la présomption que l'ovaire représente le viscère dont les exigences trophiques sont les plus élevées, le follicule représentant, à son tour, la partie la plus exigeante de l'ovaire. Par ailleurs, en considérant la castration comme le résultat d'une dépression métabolique, elle rend compte de son caractère systémique aussi bien que des effets comparables de l'inanition. En dernier lieu, étant donné les exigences bien supérieures de la gonade ♀ au stade imaginal, elle permet de comprendre la castration différente des deux sexes.

L'irréversibilité de la castration s'accorde mal avec l'hypothèse de PANTEL, mais elle résulte peut-être d'une nécrose découlant simplement de l'arrêt de développement et indépendante de l'action spoliatrice du parasite.

Deux faits importants échappent cependant à l'interprétation proposée : *primo*, les Hétéroptères castrés peuvent posséder un corps gras intact et *secundo*, leurs pédicelles peuvent présenter les modifications qui accompagnent normalement la gravidité. Comme, d'autre part, l'explication de PANTEL demeure passablement verbale, une analyse plus précise s'impose évidemment.

Les exigences exactes des follicules ovariens ou des parasites et les mécanismes par lesquels elles se trouvent satisfaites, restant inconnus, cette analyse se situe nécessairement dans une perspective assez éloignée.

Je tiens néanmoins à évoquer l'intérêt d'une conception qui s'est fait jour à la faveur des travaux contemporains d'endocrinologie et qui tend à lier la castration parasitaire des Insectes à une inhibition du rôle gonadotrope de leurs *corpora allata* (recherches et hypothèses de PALM [1948 : 62, 81-82, 95-96; 1950], de KLOFT [1951 : 145] et de BRANDENBURG [1953 : 465; 1955 : 261]; réserves de BRANDENBURG [1956 : 361]; discussion de JOHANSSON [1958 : 90]).

Dans le cas précis de la castration des Hétéroptères par les *Phasiinae*, cette conception mérite attention car l'activité ovarienne des hôtes implique assurément l'intervention du *corpus allatum* (v. *supra* 1) et parce que castration, inanition et allatectomie entraînent, semble-t-il, des effets identiquement électifs du follicule ovarien (*).

D'après les données exposées en 1, il apparaît que l'inhibition parasitaire du *corpus allatum* peut rendre compte des mêmes faits que l'interprétation de PANTEL. Elle peut, en outre, expliquer la non utilisation du corps gras

(*) Je n'ai pas pu vérifier que les Hétéroptères parasités aient un *corpus allatum* plus petit que les témoins, comme l'indique TEPLYAKOVA (1947 : 103); je ne cite donc pas cette observation parmi celles qui autorisent l'hypothèse examinée. Celle-ci ne constitue nullement une objection, car il est difficile de juger de l'action du *corpus allatum* d'après les seules dimensions (cf. JOHANSSON 1958 : 107).

(dont la mobilisation exige un *corpus allatum* actif) et l'électivité de la castration pour le follicule (dont l'activité dépend de la stimulation du *corpus allatum*).

A l'interprétation trophique de la castration parasitaire des Hétéroptères ♀♀ par les *Phasiinae*, l'on pourrait donc substituer une interprétation endocrinologique. Cependant, le mécanisme de l'inhibition que le parasite exerce sur le *corpus allatum* de l'hôte resterait à éclaircir.

Or, il se pourrait (cf. JOHANSSON 1958 : 91-97, 97-102, 104, 105) que la stimulation et l'inhibition du *corpus allatum* soient de nature « systémique » et liées à la quantité ou à la qualité de l'alimentation des Insectes. Ceci réintroduirait la nature et l'importance des prélèvements opérés par le parasite comme facteurs de la castration parasitaire. Ainsi retrouverait-on l'interprétation trophique replacée dans un complexe d'interactions métaboliques et humorales que PANTEL ne pouvait pas soupçonner et qui reste d'ailleurs loin d'être parfaitement éclairci (cf. POSSOMPÈS 1954; RAABE 1959).

Quoi qu'il en soit, je tiens à souligner que la castration parasitaire des Hétéroptères ♀♀ par les PHASIINAE représente, tant du fait de l'hôte que du parasite, un cas de choix pour une étude approfondie de la question. En effet, certains Hétéroptères communs, tels que les *Dolycoris*, offrent des différences pour ainsi dire, macroscopiques dans le devenir des follicules et des pédicelles; ils subissent, en outre, des modifications de coloration apparemment parallèles à l'activité des pédicelles (cf. DUPUIS 1951 b). Quant aux *Phasiinae*, ils comptent parmi les rares Tachinaires se développant chez des imagos.

E — CASTRATION PARASITAIRE DES MÂLES

La castration des ♂♂ d'Hétéroptères par les larves de *Phasiinae* a beaucoup moins retenu l'attention que celle des ♀♀ et n'a donné lieu à aucune observation vraiment précise.

Je l'examinerai très sommairement, en suivant, toutefois, le même plan que précédemment.

1. — L'ACTIVITÉ GÉNITALE MÂLE CHEZ LES HÉTÉROPTÈRES

L'exploration systématique de l'anatomie du tractus génital ♂ des Hétéroptères, si remarquablement entreprise par DUFOUR en 1833 (p. 273-319, pl. x-xiii), est restée longtemps négligée. Le renouveau contemporain de ce genre d'études (v. les mises au point de PENDERGRANT 1957 : 25 et sq. et de POLIVANOVA 1960 : 162-163) n'a pas encore porté tous ses fruits.

L'on peut, néanmoins, souligner les quelques points importants suivants. Les testicules comprennent de 1 à 8 follicules (PENDERGRANT 1956 a : 275), englobés par une membrane péritonéale en un organe massif ou bilobé, richement aéré par les trachées issues des premiers stigmates abdominaux.

Les canaux déférents, qui sont de simples tubes, présentent toutefois, dans plusieurs familles, un élargissement, de niveau et d'individualisation variables, la *vesicula seminalis* (cf. WIGGLESWORTH 1936 : 112-113, fig. 12; LARSEN 1938 : 248; KULLENBERG 1947 : 348-349; KHALIFA 1950 : 284; BONHAG & WICK 1953 : 192, fig. 1; PENDERGRANT 1957 : 25 et sq., etc...). La répartition de cette différenciation dans le sous-ordre, et, surtout, sa structure et son rôle mériteraient une étude attentive.

Les glandes annexes, *mesadenia* et *ectadenia*, peuvent s'observer séparément ou simultanément, ou encore faire totalement défaut. Elles offrent, dans certaines familles, un volume et un développement considérables (*Miridae* : KULLENBERG 1947 : 353-356; *Reduviidae* : KHALIFA 1950 : 284, BARTH 1958, fig. 1, p. 220), sans préjudice d'une complication extrême (*Pentatomioidea* : POLIVANOVA 1959 : 204-209, fig. 2-3; 1960 : 164-169, fig. 2-4, 8). La trachéisation des glandes annexes n'a été signalée que par CARAYON (1951 : 3). Dans certains cas, les produits de ces glandes peuvent s'accumuler dans des sacs parfaitement individualisés et très volumineux.

Un bulbe éjaculateur est, éventuellement, différencié, dans la région de convergence des canaux déférents, à l'extrémité antérieure du canal éjaculateur; il atteint parfois une grande complexité (cf. PENDERGRAST 1956 δ : 139 et sq., 1957 : 26).

Le cycle d'activité génitale des $\delta\delta$ d'Hétéroptères demeure très mal connu, en raison des lacunes encore nombreuses des connaissances anatomiques et du caractère trop récent de maintes acquisitions, quant aux glandes annexes, notamment. De plus, contre toute attente, la question n'a pas été abordée dans les nombreux travaux consacrés aux chromosomes des Hétéroptères (v. bibliographie partielle in CUNHA MARQUES 1945 et MANNA 1958) et qui considèrent la spermatogenèse sous un angle purement caryologique.

Il importe de distinguer, dans l'élaboration des produits sexuels mâles des Hétéroptères, deux processus très différents : la spermatogenèse et l'activité sécrétrice des glandes annexes.

Comme on l'a vu, l'ovogenèse représente, dans le sous-ordre, un processus ontogénétiquement tardif (purement imaginal) mais rapide et souvent physiologiquement exigeant (nécessité d'une alimentation préalable et de bonnes conditions externes).

La spermatogenèse, au contraire, est un processus précoce (variablement selon les espèces), car des spermatogonies, des spermatocytes et même des spermatides s'observent dans les testicules, dès les stades préimaginaux IV et V (PAULMIER 1900 : 226; CUNHA MARQUES 1945 : 9-10; OKSALA 1947 : 110). Il s'agit, en outre, d'un processus lent, sinon continu, car les phases préréductionnelles de la spermatogenèse peuvent encore s'observer chez l'imago récemment exuvié (CUNHA MARQUES *l. c.*). Enfin, c'est un processus relativement peu exigeant, car la transformation des spermatides en spermatozoïdes — qui serait purement imaginale (PAULMIER *l. c.*; TEPLYAKOVA 1947 : 95) — se produit très souvent avant (LARSÉN 1938 : 325) ou même durant l'hivernage (PAULMIER *l. c.*, TEPLYAKOVA *l. c.*). En tout état de cause, elle a lieu beaucoup plus tôt que l'ovogenèse chez les $\varphi\varphi$ et précède appréciablement la période des accouplements.

L'on ne sait pas exactement jusqu'à quel âge la spermatogenèse peut se poursuivre et le rôle des « food cells » du testicule (PAULMIER 1900 : 231) reste à éclaircir.

L'activité sécrétrice des glandes annexes est purement imaginale. Elle entraîne d'importantes modifications de volume et d'aspect des organes considérés, modifications malheureusement décrites dans un petit nombre de cas seulement (chez les *Reduviidae* : GALLIARD 1935 : 417-418, fig. 23, WIGLESWORTH 1936 : 112-113, fig. 12; KHALIFA 1950 : 284, fig. 2; chez *Eurygaster integriceps* : TEPLYAKOVA 1947 : 95, fig. 4; chez les *Nabidae* : CARAYON 1951 : 3; chez les *Miridae* : WOODWARD 1952 : 178, 184; chez *Oncopeltus fasciatus* : JOHANSSON 1958 : 15). En première approximation, les glandes annexes présentent, lors de l'imaginalisation, un état juvénile et n'atteignent leur total développement qu'au moment de l'accouplement.

La nature des sécrétions ectadéniales et mésadéniales n'a guère été étudiée; l'essai le plus intéressant à ce sujet est dû à CARAYON (1951 : 6-9).

Le rôle de ces sécrétions demeure pratiquement inconnu ; KHALIFA (1950 : 285) rapporte quelques cas où il apparaît, chez *Rhodnius prolixus*, que « when the quantity of secretion in the male accessory gland is very much reduced by starvation, mating does not take place ».

Notre totale ignorance du rythme d'évacuation des produits sexuels mâles constitue une lacune des plus regrettables du point de vue parasitologique.

Le transfert des spermatozoïdes des testicules aux vésicules séminales puis aux niveaux inférieurs du tractus génital, le cheminement et le stockage des sécrétions annexes n'ont été évoqués qu'en termes très généraux. L'état des gonades et des glandes annexes après la copulation n'a été mentionné qu'incidemment (GALLIARD 1935 : 418, fig. 23 E; TEPLYAKOVA 1947 : 95-96, fig. 4, CARAYON 1951 : 3).

D'après mes observations sur les *Pentatomidae* (*Dolycoris*, *Carpocoris*, *Patomena*, etc...), je puis préciser que les testicules des ♂♂ récemment exuviés sont parfaitement turgescents, tandis que nombre de ♂♂ récoltés au cours des périodes de copulation ont des testicules plus ou moins totalement vidés et réduits, la réduction commençant par la partie la plus externe du testicule. Je ne puis par contre affirmer que cet effet normal soit constamment synchrone pour les deux testicules.

Tous ces points demanderaient à être précisés, car lorsqu'on dissèque des ♂♂ d'âge inconnu, pris dans la nature et dont on ignore si et quand ils ont copulé, il n'est que trop facile d'attribuer à leurs parasites éventuels des effets parfaitement normaux de vidange des testicules ou autres.

Les *facteurs physiologiques* de l'activité génitale mâle des Hétéroptères sont très mal définis. En effet, les auteurs ont surtout considéré des imagos — alors que la spermatogenèse est en grande partie préimaginale — et souvent négligé l'étude du fonctionnement des glandes annexes, faute de données anatomiques suffisantes.

Quant aux *facteurs trophiques*, l'on notera que la consommation du corps gras est plus précoce chez les ♂♂ que chez les ♀♀ (TEPLYAKOVA 1947 : 107). L'Inanition imaginale exercerait, dans certains cas, une inhibition très nette des glandes annexes (*Reduviidae*, GALLIARD 1935 : 418, fig. 23 A, B; KHALIFA 1950 : 285); dans d'autres elle serait sans effet (*Oncopeltus*, JOHANSSON 1958 : 84). Aucun auteur n'a signalé qu'elle agisse sur la spermatogenèse.

Quant aux *facteurs endocrines*, dans certains cas, le *corpus allatum* contrôlerait l'activité des glandes annexes (*Reduviidae*, expériences de WIGGLESWORTH 1936 : 113), dans d'autres, il serait sans effet (*Oncopeltus*, JOHANSSON 1958 : 69). Aucun auteur, que ce soit chez les Hétéroptères ou chez d'autres Insectes (cf. JOHANSSON 1958, tabl. 6 p. 66), n'a pu constater une action de cette glande sur la spermatogenèse.

Ces contradictions et incertitudes, jointes au peu de faits acquis sur la castration des ♂♂ d'Hétéroptères, imposeront évidemment une conclusion très réservée.

2. — LES FAITS DE CASTRATION CHEZ L'HÔTE MÂLE

Trois auteurs seulement (BEARD 1940 : 649-654, FEDOTOV 1947 : 63 et VIKTOROV 1960 a : 112) ont étudié la castration parasitaire des ♂♂ d'Hétéroptères par les *Phasiinae*; tous trois ont considéré sommairement l'état des testicules et négligé à peu près totalement celui des glandes annexes. Leurs observations méritent, néanmoins, un bref résumé.

Malgré quelques précisions histologiques, les données anatomiques de BEARD (p. 650-651) sur la castration de ♂♂ d'*Anasa tristis* par *Trichopoda pennipes* n'ont qu'une signification limitée, la phase d'activité génitale à laquelle étaient parvenus ces hôtes n'étant nulle part examinée. L'auteur ne précise pas si certains ♂♂ échappent à la castration qu'il décrit comme étant d'un type « nécrotique » et élective du testicule. Il indique simplement que les vésicules séminales et les canaux déférents demeurent indemnes (p. 651) et que des ♂♂ parasités peuvent avoir une descendance normale (p. 653).

BEARD (p. 652) tient la castration des ♂♂ pour un effet initialement non symétrique, exercé par la larve II sur le testicule qui se trouve du même côté qu'elle et ne devenant bilatéral que lorsqu'elle grandit.

En fait, le « general shrinking of the entire testis » considéré comme « first symptom of the parasite effect » (p. 650) représente une manifestation tardive, car BEARD note alors une destruction considérable de tissu. Je me demande donc si l'auteur, qui a essentiellement observé des ♂♂ parasités en activité génitale (comme du reste les ♀♀), n'a pas pris pour parasitaire un effet simplement normal d'évacuation du contenu des testicules dans les voies déférentes.

Quant à la nature parasitaire des phénomènes nécrotiques mentionnés, un doute subsiste dans la mesure où l'on ignore le devenir exact des testicules chez les ♂♂, une fois la spermatogenèse terminée.

FEDOTOV (1947 : 63) rapporte que, chez les *Eurygaster integriceps* hôtes de larves de *Phasinae*, dans un « cas d'accouplement d'un ♂ parasité avec une ♀ indemne, la spermatogénèse de cette dernière est demeurée transparente, c'est-à-dire sans semence ». Cette observation ne contredit pas nécessairement celle de BEARD car les différences peuvent ressortir à des variantes du fonctionnement des glandes annexes dans les deux cas en cause. Malheureusement, ni BEARD, ni FEDOTOV n'ont traité des glandes annexes des ♂♂ parasités.

Hormis ce point, FEDOTOV se borne à constater que « les testicules chez les ♂♂ infestés ne montrent, en général, aucun signe extérieur de dégénérescence ou de modification ».

Ce désaccord avec BEARD pourrait tenir à un état génital différent des ♂♂ au moment de leur infestation (état que FEDOTOV ne précise pas plus que BEARD) et ce, d'autant plus que l'auteur russe (qui n'a observé qu'une quinzaine de ♂♂ parasités, cf. p. 55) a pu se trouver, fortuitement, en présence d'hôtes encore dans la phase ascendante de leur activité génitale.

VIKTOROV (1960 a : 112) décrit deux modalités distinctes de l'action des larves de *Chryseria helluo* sur les ♂♂ d'*Eurygaster integriceps*.

Chez les hôtes de nouvelle génération disséqués fin octobre-début novembre — donc infestés en période d'alimentation ou en estivation et renfermant vraisemblablement des larves II, tous points que l'auteur ne précise pas — il observe des testicules « fortement réduits et en forme de bâtonnets ». A la même époque, les testicules des ♂♂ indemnes sont gonflés et pyriformes. Je qualifierai cet effet de « castration précoce », ou « effet VIKTOROV ». VIKTOROV remarque que « la réduction n'affecte pas les glandes annexes qui renferment, à ce moment, une grande abondance de sécrétion très fluide et ne diffèrent pas notablement de la normale » (vraisemblablement de la normale pour la saison).

Chez les ♂♂ d'ancienne génération parasités après l'hivernage, par la « génération de printemps » de la mouche (en fait, par les larves issues de la génération de printemps), il constate, confirmant ainsi FEDOTOV, que les « gonades complètement mûres ne se modifient pas sensiblement sous l'influence du parasite ». Il n'indique ni le stade des larves parasites, ni l'état des glandes annexes de l'hôte.

Malgré ces imprécisions, les observations de VIKTOROV demeurent les seules qui permettent de présumer des différences dans les modalités de la

« castration » des ♂♂ selon la phase d'activité génitale au cours de laquelle elle intervient.

Personnellement, je n'ai pas non plus observé systématiquement les glandes annexes des ♂♂ parasités, faute de la connaissance préalable de leur rythme d'activité qui seule aurait permis de discriminer les effets parasitaires et les effets normaux d'évacuation des sécrétions. Quant aux testicules, mes observations sont les suivantes :

α) Chez des hôtes infestés, en toute certitude, avant l'hivernage, j'ai constaté une très nette réduction bilatérale des testicules que j'ai trouvés desséchés dans leur réseau trachéen, que la larve parasite soit au stade II ou III. Je confirme ainsi l'existence de l'effet ВИКТОРОВ chez les hôtes infestés avant l'hivernage, donc avant leur période d'accouplement.

β) Chez d'assez nombreux hôtes récoltés en été, mais infestés à une date qui n'a pu être déterminée, j'ai observé des testicules parfaitement turgescents, y compris du côté d'insertion de la larve parasite, que celle-ci soit au stade II ou III. Ceci confirme, sans aucune ambiguïté, le bien-fondé des observations de ФЕДОТОВ.

γ) Chez d'autres hôtes, également récoltés en été et de date d'infestation indéterminée, j'ai observé des testicules de dimensions variablement réduites rappelant ceux mentionnés par BEARD. Mais, contrairement à cet auteur, je ne puis attribuer toutes les réductions constatées dans ces cas à l'action — même mécanique — du parasite car :

1° lorsque la réduction ne porte que sur une partie du testicule, elle en affecte la partie externe libre, exactement comme chez les ♂♂ en fin d'activité génitale;

2° le plus souvent, la réduction est symétrique et, dans deux cas où elle portait sur un testicule plus que sur l'autre, le testicule se trouvait une fois du côté d'insertion de la larve, une fois de l'autre côté;

3° la réduction s'observe en présence de larves II aussi bien que de larves III.

Je serais plutôt porté à croire que les réductions constatées chez ces derniers hôtes sont consécutives à des états normaux de plus ou moins grande sénilité du testicule, ou, dans les cas de réduction extrême, à l'effet ВИКТОРОВ s'exerçant sur des hôtes en période d'alimentation; il est toutefois impossible de démontrer cet effet dans ce cas, vu l'incertitude sur le moment de l'infestation.

3. — DISCUSSION SOMMAIRE

Si mal connue soit-elle, la castration parasitaire des ♂♂ d'Hétéroptères par les *Phasitinae* doit retenir l'attention en raison des difficultés d'une interprétation unitaire de la castration dans les deux sexes.

ВИКТОРОВ (1960 a : 118) admet que « la dégénérescence de l'appareil génital des ♂♂ [d'*Eurygaster*] ne s'observe que lorsque ceux-ci sont infestés l'été, avant l'envol pour les gîtes d'hivernage, alors que leurs gonades ne sont pas développées ». C'est admettre qu'au-delà d'un certain seuil d'activité spermatogénétique, les testicules ne sont plus sensibles à l'action des parasites.

Une interprétation trophique de cette présomption paraît d'autant plus délicate que le rôle des facteurs trophiques dans l'activité sexuelle des ♂♂ reste fort mal défini.

Une interprétation endocrinologique, calquée sur celle avancée quant à la castration des ♀♀, se heurte à des incertitudes comparables et soulève, en outre, certaines difficultés.

Admettre qu'il n'y a pas de castration chez les ♂♂, car la spermatogénèse échapperait au contrôle du *corpus allatum*, et par conséquent à l'inhibition parasitaire de celui-ci, équivaut à nier l'effet *Νικτορον*. Admettre que cet effet résulte d'une inhibition du *corpus allatum* équivaut à réviser les notions reçues sur l'absence de contrôle de la gonade ♂ par cet organe (v. 1 *supra*).

Les données acquises sur la castration des ♂♂ d'Hétéroptères par les *Phasiinae* demeurent trop vagues pour être, dès à présent, contraignantes. Un examen approfondi du problème s'impose donc pour décider s'il faut, ou renoncer à une explication unitaire de la castration des deux sexes, ou abandonner l'explication endocrinologique de la castration des ♀♀, ou essayer de préciser le rôle du *corpus allatum* aux diverses phases de l'activité spermatogénétique.

RÉSUMÉ

Le chapitre ci-dessus aborde la question complexe des interactions dans le couple Hétéroptère/*Phasiinae*, sujet que les auteurs ont jusqu'ici traité assez sommairement et surtout en ce qui concerne la castration des hôtes.

La possibilité d'une action différée des hôtes sur les Tachinaires devenues adultes et, notamment, sur leur variabilité, est discutée en Introduction; elle apparaît assez douteuse.

Les réactions de défense d'hôtes naturels et expérimentaux vis-à-vis des larves de *Phasiinae* sont décrites pour la première fois. Elles semblent très comparables à celles que suscitent les larves d'Hyménoptères et qui ne sont bien connues que depuis les travaux de SALT (1955-57). Il s'agit, essentiellement, d'une réaction de momification des larves et d'une réaction d'encapsulation d'intensité variable. Cette dernière débute par un encapsulement hémocytaire des parasites et s'achève par un dépôt d'amas mélaniques, surtout aux pôles antérieur et postérieur des larves. Dans divers cas, les tissus de l'hôte - notamment les muscles - subissent la même mélanisation que les parasites.

L'examen des conditions dans lesquelles se produit la réaction indique qu'elle dépend peu de l'adaptation du parasite à l'hôte; des hôtes normaux pour un parasite donné, sont, en effet, susceptibles d'une réaction que des hôtes expérimentaux ne présentent pas toujours. L'état de l'hôte déterminerait donc de manière prépondérante l'intensité de l'encapsulation.

L'obturation des points d'entrée (ou d'injection) des parasites dans l'hôte représente, en général, une banale réaction de mélanisation; certains cas expérimentaux démontrent qu'elle ne diffère pas intrinsèquement des réactions de défense.

Le siphon respiratoire qui relie les larves de *Phasiinae* à une trachée thoracique des hôtes adultes fait l'objet d'une description morphologique et histologique soulignant l'importance du matériel APS positif qui constitue cette formation particulièrement bien individualisée. L'étude de sa croissance permet d'établir que le siphon résulte d'une réaction hémocytaire.

Cependant, contrairement aux autres réactions directes, celle-ci est parfaitement équilibrée chez l'hôte imago normal et paraît dépendre davantage de l'identité et de l'activité du parasite.

Ceci conduit à poser la question des facteurs capables d'orienter l'activité hémocytaire de l'hôte, dans le sens de la siphonogénèse ou de réactions de défense banales.

Les actions indirectes, probables ou conjecturales, des larves de *Phasiinae* sur la longévité, la coloration, le comportement, etc... des punaises sont énumérées avec références à l'appui, mais sans que le sujet puisse être abordé au fond.

L'évolution normale des ovaires chez les Hétéroptères ayant été précisée, la castration des hôtes ♀♀, qui représente l'action parasitaire indirecte la plus importante, est analysée en détails.

Dans tous les cas, elle intéresse, électivement, la partie folliculaire des ovarioles qui dégénère, leur partie évacuatrice (pédicelles) poursuivant son évolution et son activité normales. Cependant, selon le moment de l'infestation, la dégénérescence folliculaire se produit avant toute ponte ovarienne (castration prépubertaire) ou après les premières ovulations (castration post-pubertaire). Dans le premier cas, les pédicelles, quoiqu'ils acquièrent, à des degrés divers, les caractéristiques de la gravidité, ne renferment aucun œuf. Dans le second, les œufs formés avant la castration et accumulés dans les pédicelles demeurent intacts et normalement expulsables.

Ces aspects différents tiennent donc à la phase de son cycle génital au cours de laquelle la punaise a été infestée, mais la castration vraie repose toujours sur l'atrophie des follicules et doit donc être considérée comme un phénomène parfaitement unitaire. Il y a lieu, toutefois, de signaler certains effets accessoires, sans doute purement mécaniques, de *laminage* ou de *rupture des pédicelles*.

La discussion des mécanismes de la castration des ♀♀ d'Hétéroptères par les *Phasiinae* conduit à penser que la thèse d'une castration trophique des hôtes des Tachinaires (PANTEL 1912) ne rend pas entièrement compte des faits actuellement acquis. Une interprétation endocrinologique, impliquant l'inhibition du *corpus allatum* de l'hôte par le parasite, semblerait préférable.

La castration parasitaire des ♂♂ d'Hétéroptères est beaucoup moins bien connue, du fait de l'insuffisance des données relatives au cycle normal de l'activité génitale de ce sexe.

L'on peut, en première approximation, distinguer, chez les imagos infestés précocement, une castration marquée (effet *VIKTOROV* de dégénérescence des testicules) et, chez les imagos infestés au cours de leur phase d'activité génitale, une totale absence de castration.

Les faits demanderaient néanmoins à être précisés, afin de décider de la similitude des facteurs physiologiques de la castration des deux sexes et de la valeur des données admises quant au rôle négligeable des *corpora allata* dans la spermatogenèse des Insectes.

CHAPITRE XI

ENNEMIS NATURELS DES PHASIINAE

SOMMAIRE

| | |
|--|-----|
| INTRODUCTION | 356 |
| A - PRÉDATEURS DES IMAGOS DE <i>Phasiinae</i> | 357 |
| 1 - Liste des prédateurs connus | 357 |
| 2 - Intérêt de recherches plus complètes | 358 |
| B - CONCURRENTS CIMICOPHAGES DIVERS | 359 |
| 1 - Flagellés | 359 |
| 2 - Nématodes | 360 |
| 3 - Hyménoptères. | 360 |
| C - CONCURRENCE XÉNIQUE ENTRE <i>Phasiinae</i> | 361 |
| 1 - Infestations simultanées | 361 |
| 2 - Parasitisme simultané | 364 |
| D - PÉRILAMPIDES PARASITES DE <i>Phasiinae</i> | 380 |
| RÉSUMÉ. | 382 |

INTRODUCTION

J'entends par « ennemis naturels » des *Phasiinae*, non seulement les parasites, prédateurs et, accessoirement, phorétiques de ces Diptères aux divers stades, mais encore leurs *concurrents*, c'est-à-dire les autres organismes cimicophages que leurs larves sont susceptibles de rencontrer dans l'hôte.

Tous ces ennemis naturels demeurent très mal connus; ils diffèrent radicalement selon que l'on considère l'imago ou la larve de *Phasiinae*.

J'étudierai les *ennemis naturels des imagos* en Sect. A. Hormis les larves congénères accidentellement parasites de ♂♂ (cf. Contr. XVII et *supra* Chap. VI, Sect. C), ces ennemis sont essentiellement des prédateurs dont je dresse ici la liste pour la première fois.

Les *ennemis naturels des larves* apparaissent extrêmement divers, tant du point de vue taxinomique que sous le rapport de leur biologie.

Les plus connus sont de *simples concurrents*, parasites cimicophages exploitant l'hôte directement. Je distinguerai parmi eux des concurrents divers (Flagellés, Nématodes, Hyménoptères) et des concurrents appartenant eux-mêmes aux *Phasiinae*. Les premiers ne s'observent qu'occasionnellement et seront étudiés rapidement, pour mémoire, en Sect. B. Par contre, la concurrence xénique entre *Phasiinae* est extrêmement fréquente et entraîne une importante élimination de germes; pour ces raisons, je l'examinerai en détails en Sect. C.

Les moins connus des ennemis naturels des larves de *Phasiinae* demeurent les Périlampides *hyperparasites*; la biologie de ces Hyménoptères est cependant si curieuse qu'il m'a semblé utile de lui consacrer une section à part.

A — PRÉDATEURS DES IMAGOS DE PHASIINAE (1)

Les seuls prédateurs de *Phasiinae* actuellement connus sont les Arthropodes dont la liste suit (2).

1. — LISTE DES PRÉDATEURS CONNUS

a — Arachnides

Araignées indéterminées, prédatrices de *Lophosia fasciata* (MEIGEN 1824 : 217), de *Phania vittata* (RIEDEL 1935 : 269) [Allemagne], d'*Allophorella obesa*, de *Gymnosoma rotundata* s. str. et de *Cylindromyia brassicaria* (observations personnelles) [France];

Synema globosum (F.) (*Thomisidae*), prédateur de *Gymnosoma rotundata* s. str. (observation inédite) [sur fleur d'*Heracleum sphondylium*, Richelieu, 13 juillet 1953].

b — Héétéroptères

Phymala pennsylvanica americana Melin (*Phymatidae*), prédateur de *Cylindromyia argentea* Town., *C. ? fumipennis* Walk, *C. sp.*, *Cyslogaster immaculata* Macq., *Gymnoclytia occidua* Walk, *Gymnosoma fuliginosa* R.D., *Hyalomyia Aldrichi* Town., *H. calyptatae* Coq. et *Leucostoma atra* Town. (BALDUF 1939 : 67, 1940 : 165, 1943 : 76) [U.S.A.];

Sinea diadema (F.) (*Reduviidae*), prédateur de *Gymnosoma sp.* (BALDUF 1940 : 169) [U.S.A.].

(1) Les *Phorétiques* de *Phasiinae* ne sont à citer que pour mémoire. L'on trouve fréquemment dans la nature et dans les collections des imagos de *Phasiinae* porteurs, comme tant d'autres insectes, de larves rouges d'Acariens indéterminés. Une seule fois, il m'a été donné d'observer des *Triangulins* de *Meloides*, fixés sur les pleures et à l'arrière de la tête de deux *Gymnosoma rotundata*.

(2) A ma connaissance, aucun *Phasiinae* n'a été signalé parmi les proies des oiseaux; ceci tient au fait que, la plupart du temps, les études de contenus digestifs d'oiseaux mentionnent les *Diptères* collectivement, sans déterminations.

c Diptères Asilides

Dysmachus trigonus (Mg.), prédateur d'*Allophora hemiptera* (HOBBY 1931 : 32) [Angleterre];

Asilus compositus Hine, prédateur de *Xanthomelanodes arcuatus* (Say) (BROMLEY 1934 : 109) [U.S.A.];

Promachus Hinei Bromley, prédateur de *Trichopoda* sp. (BROMLEY 1934 : 105) [U.S.A.].

d — Hyménoptères Sphérides

Bembex sinuata Latr. (= *B. Julii* Fabre), prédateur d'*Heliozela pellucens* (FABRE 1879 : 234) [France];

B. integra Panz., prédateur de *Clytiophasia dalmatica* et *Ectophasia erassipennis* s. l. (GRANDI 1926 : 298, 301) [Italie];

Crabro peltarius (Schreber), prédateur de ? *Dionaea nitidula* (Mg.) (SICKMANN 1893 : 64, cité d'après KOHL 1915 : 392) [Allemagne];

Crossocerus elongatulus (v. d. Lind.), prédateur de *Gymnosoma rotundata* s. l. (FERTON 1902 : 518) [Corse];

Dasyproctus bipunctatus (Lep.), prédateur de *Hyalomyia nasuta* (Loew) et *H. negator* Curran (CUTHBERTSON 1937 : 31) [Afrique du Sud].

Alors que cette observation n'était pas complète, les *Phasiinae*, trouvés dans les nids du Sphéride, dans les tiges de glaïeuls, avaient été donnés comme parasites d'un « borer » du glaïeul (CUTHBERTSON 1934 : 43) (cf. Chap. II, Sect. B).

Ectemnius dives (Lep. & Br.), prédateur de *Gymnosoma rotundata* s. l. (RICHARDS 1944 : 134) [France];

Ozybelus bipunctatus Ol., prédateur de *Leucostoma* sp. (sub nom. *aterrima* Vill.) (KROMBEIN 1958 : 200) [U.S.A.];

O. sericeomarginatus Kohl, prédateur de *Pseudoleucostoma aurifrons* et *Leucostoma simplex* (FERTON 1911 : 369) [Algérie];

O. variegatus Wesm. (= *mandibularis* auct. nec Dahbl. teste GVIOLIA 1953 : 115), prédateur de *Weberia pseudofunesta* (sub nom. *curvicauda* auct.) (GRANDI 1929 : 278) [Italie].

2. — INTÉRÊT DE RECHERCHES PLUS COMPLÈTES

Qu'ils capturent les *Phasiinae* pour leur propre compte (Araignées, Hétéroptères, Asilides) ou pour celui de leurs larves (Sphérides), les prédateurs cités sont tous très polyphages ou, au plus, spécialisés dans la chasse aux Diptères, mais sans préférences particulières. Ce sont tous des floricoles réguliers. Par conséquent, les imagos de *Phasiinae* ne semblent avoir que des prédateurs non spécifiques, qui choisissent leurs proies en fonction simplement de leur écologie.

Ceci ne justifie pas le peu d'intérêt jusqu'alors accordé à la connaissance des prédateurs des *Phasiinae* car, quels qu'ils soient, leur rôle dans la dynamique des populations de *Phasiinae*, donc d'Hétéroptères, ne peut être négligé.

En réalité, le petit nombre des données réunies s'explique par les lacunes systématiques des recherches sur les Arthropodes prédateurs. Ainsi, BALDUF

(l. c.) est le seul Hétéroptériste à avoir étudié systématiquement les proies des Réduvliides. Par ailleurs, les auteurs qui s'intéressent aux Sphérides, Asilides et Arachnides ont les plus grandes difficultés à déterminer des proies qui échappent à leur spécialité et ne font un effort en ce sens que pour les prédateurs spécialisés.

Méthodologiquement, c'est une erreur, car il existe des prédateurs mono-, oligo- et polyphages, au même titre que les parasites. Il faut donc souhaiter qu'une plus large pratique des disciplines taxinomiques vienne bientôt, en ce domaine comme en tant d'autres, apporter des données plus nombreuses, utiles aussi bien aux biologistes qui étudient les prédateurs qu'à ceux qui s'intéressent aux proies.

Indépendamment de cet aspect de la question, je crois devoir souligner qu'il existe des Hétéroptères prédateurs de *Phasiinae*, bien que ceux-ci soient parasites d'Hétéroptères.

Je tiens également à noter que le prétendu mimétisme de certaines espèces avec des Hyménoptères (Sphécopide, JACOBI 1913) ou des Diptères ne semble pas les préserver de l'action des Sphérides ou des Asilides.

De nombreux auteurs ont invoqué ce mimétisme, soit explicitement (BRAUER & BERGENSTAMM 1889 : 80, 140, 170; MARSHALL 1902 : 526-527; POULTON 1904 : 644; HAASE 1893 : 78, JACENTKOVSKÝ 1934 : 13), soit dans des noms de genres (*Conopisoma* Speiser, *Ichneumonops* Town., *Polistomyia* Town., *Polistiopsis* Town., *Formicophania* Town., *Vespoxyptera* Town., *Formicoxyptera* Town.).

Cependant, la preuve d'un rôle quelconque des ressemblances constatées, ou même de la simple contiguïté spatio-temporelle des mouches et de leurs « modèles », n'a jamais été apportée.

Des études plus approfondies sur les prédateurs, permettraient sans doute de montrer que, dans le cas particulier des *Phasiinae*, ces « mimétismes » ne sont, en fait, que des convergences, d'ailleurs plus ou moins évidentes (cf. BARANOFF 1934 b).

B — CONCURRENTS CIMICOPHAGES DIVERS

Les larves de *Phasiinae* peuvent se trouver, dans l'hôte, en présence d'autres larves de *Phasiinae* (cf. Sect. C), mais, également, en présence de divers endoparasites d'Hétéroptères : Protozoaires Flagellés, Nématodes *Mermithidae* et larves d'Hyménoptères.

Les faits de concurrence de cet ordre demeurent très mal connus et n'apportent, pour le moment, que peu de données utiles à la connaissance de la biologie des larves de *Phasiinae*. Je ne les examinerai donc que très sommairement.

1. — FLAGELLÉS

L'infestation d'une larve de *Phasiinae* parasite de *Dicranocephalus* (= *Stenocephalus*) *agilis* par un Flagellé de l'hôte, le Trypanosomatide *Phytomonas Davidi* (Lafont) a été signalée par FRANÇA (1919 : 514), dans une note préliminaire. « Dans la cavité générale de l'Hémiptère — écrit l'auteur — nous avons trouvé souvent des larves d'un Diptère. Celle parasitant un *Stenocephalus* infesté, présentait aussi des *Leptomonas* ». Dans une note plus complète

(1920 : 446), FRANÇA indique que les larves du Diptère sont métapneustiques (ce qui permet d'y reconnaître un *Phasiinae*). Il ne maintient cependant pas qu'elles soient infestées par les *Phytomonas* (= *Leptomonas*) et estime simplement qu'il convient d'établir « à quel Muscide ces larves appartiennent, pour voir si elles jouent quelque rôle dans le cycle de la *Leptomona* des *Stenocephalus* ».

Je n'ai guère examiné la question des Trypanosomes d'Hétéroptères — dont les espèces, au moins nominalement, sont fort nombreuses, d'où une haute probabilité de rencontre avec les *Phasiinae*. Cependant, compte tenu de leur spécificité parasitaire assez stricte et, pour certains, de leur mode de transmission, je doute que ces Flagellés puissent effectivement infester les larves de ces mouches (1).

2. — NÉMATODES

L'infestation des Hétéroptères par les Nématodes *Mermithidae* est occasionnelle, et, dans l'ensemble, rarissime.

ВИКТОРОВ (1960 b : 234) cite une infestation localisée, atteignant 13 % d'un lot d'*Eurygaster integriceps* au stade V. Des faits de ce genre sont certainement très rares, car, sur 23 367 Hétéroptères disséqués, je n'ai personnellement observé que 11 individus renfermant un *Mermis* s. l. Par suite, la rencontre, dans un même hôte, d'un *Mermis* et d'une larve de *Phasiinae* me paraît d'une probabilité extrêmement faible.

Je ne l'ai observée qu'une fois, le ver accompagnant chez un *Dolycoris baccarum* im. ♂, une larve II de *Cylindromyia* (s. str.) sp; le mauvais état de l'hôte n'a pas permis l'étude de ce cas.

3. — HYMÉNOPTÈRES

L'infestation des Hétéroptères, jeunes et imagos, par des larves d'Hyménoptères *Braconidae* est un phénomène très répandu, classiquement connu chez les *Miridae* (BRINDLEY 1939), mais qui affecte aussi les *Lygaeidae* (NIXON 1946), les *Pentatomidae* et *Scutelleridae* (cf. DUPUIS 1952 c), également les *Nabidae* et *Cydnidae* (observations inédites) et, certainement, d'autres familles encore.

En ces conditions, la concurrence entre larves de *Braconidae* et de *Phasiinae* devrait s'observer couramment. En fait, l'infestation braconidienne intéresse les Hétéroptères aux stades les plus jeunes, tandis que celle par les *Phasiinae* concerne surtout les hôtes adultes et aux derniers stades préimaginaux. De la sorte, les cas de concurrence effective ne sont pas très nombreux. Je n'en ai observé que 9 (dont plusieurs étudiés dans ma Contr. VII : 217, 220, 231-233); il s'agissait toujours d'une larve de Braconide (telle que je l'ai décrite dans ma Contr. I : 320-327) se trouvant en présence, soit de larves I ou II d'*Ectophasiini* mortes ou vivantes dans des *Palomena prasina* au stade IV ou V, soit de larves I de *Cylindromyini*, mortes ou vivantes dans des *Holcostelus vernalis* au stade V.

Ces cas trop peu nombreux ne permettent pas de discussion utile.

(1) Il n'existe pas de mise au point récente concernant les Flagellés d'Hétéroptères; on consultera DORLEIN & REICHENOW (1953), notamment aux genres *Leptomonas*, *Phytomonas* et *Criethidia*.

C — CONCURRENCE XÉNIQUE ENTRE PHASIINAE

L'on récolte fréquemment, dans la nature, des Héteroptères qui ont reçu plus d'un œuf ou plus d'une larve de *Phasiinae*. Sur 1 839 Héteroptères porteurs de 2 389 œufs ou larves, j'ai ainsi observé 327 individus (soit 17,7 % des hôtes) sur lesquels 877 parasites — de fait ou virtuels — (soit 36,7 % des germes) se trouvaient au nombre de 2 et plus.

Ce phénomène, que je qualifie d'*infestation simultanée*, est à l'origine du *parasitisme simultané* ⁽¹⁾ que je définis comme la coexistence effective, actuelle ou passée, dans un même individu hôte, de plusieurs larves parasites, de une ou plusieurs espèces.

Par suite de l'élimination précoce qui frappe, chez les *Phasiinae*, une certaine proportion des germes (cf. Chap. VIII), indépendamment de leur nombre sur l'hôte, les cas d'infestation simultanée ne conduisent pas tous à des cas de parasitisme simultané.

Chez les 327 Héteroptères de mon matériel qui témoignaient d'une infestation simultanée, le parasitisme simultané ne s'est trouvé effectivement réalisé que chez 160 individus (soit 48,9 % des hôtes) par 400 larves (soit 45,6 % des germes); 83 hôtes n'hébergeaient qu'une larve parasite et 84 autres n'en renfermaient aucune.

Compte tenu de l'hétérogénéité de mon matériel, il convient d'apprécier l'importance globale du parasitisme simultané, non point sur l'ensemble du matériel, mais d'après les 1 384 hôtes effectivement parasités et les 1 624 larves ayant effectivement vécu dans l'hôte. L'on constate ainsi que le parasitisme simultané affectant 24,6 % des larves (400/1 624) s'est trouvé réalisé chez 11,5 % (160/1 384) des hôtes effectivement parasités.

J'examinerai les deux phénomènes d'infestation et de parasitisme simultanés séparément car ils sont liés, respectivement, à la biologie des imagos ♀♀ et à celle des larves.

1. — INFESTATIONS SIMULTANÉES

a — Divers types d'infestations simultanées

Les infestations simultanées seront *homo-* ou *hétérosécifiques*, selon que les parasites virtuels d'un même individu hôte appartiendront ou non à la même espèce. Il y aura infestation simultanée *mixte* lorsque coexisteront des parasites d'espèces différentes dont l'une au moins représentée par deux individus ou plus.

1° INFESTATIONS SIMULTANÉES HOMOSÉCIFIQUES — La présence de plusieurs œufs ou larves de même espèce sur un même individu hôte pris dans la nature a été signalée par les auteurs qui ont observé le parasitisme simultané vrai (v. *infra* 2) et, en outre, par NIELSEN (1916 : 17), DRAKE (1920 : 71), MICHALK (1935 : 133, 1938 b : 58), TISCHLER (1938 : 353), OTTEN (1940 :

(1) J'emploie la formule « parasitisme simultané » (qui figure déjà dans GOUREAU 1862) pour éviter une nouvelle discussion des termes « hyperparasitisme », « superparasitisme » et autres (cf. DE SAEGER 1942 : 264, n. 1, BACHMAIER 1958 : 1-8 et les auteurs cités par eux).

323), RADZIEVSKAIA (1941 : 78, fig. 21), CAPELOUTO (1949 : 32), GALICHET (1956 : 39) et SCHUMAKOV (1958, fig. 5).

Le nombre de larves (v. *infra*) ou d'œufs simultanément présents est souvent de 2 ou 3, mais on peut fréquemment observer des nombres plus élevés. MICHALK (1938 b, t. c.) cite 12 œufs de *Gymnosoma rotundata* sur une *Pilledia pinicola*; HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) ont trouvé jusqu'à 15 œufs de *Bogosiella fasciata* sur *Dysdercus nigrofasciatus*; CAPELOUTO (1949 : 33) signale 21 œufs de *Trichopoda pennipes* sur *Nezara viridula* et BEARD (1940 : 637) a relevé jusqu'à 48 œufs de la même mouche sur un seul *Anasa tristis*.

J'ai personnellement pu observer, dans la nature, jusqu'à :

- 4 œufs d'*Helomyia lateralis* sur un même *Graphosoma italicum*
- 4 œufs de *Subelytia rotundiventris* sur une même *Elasmucha grisca*
- 5 œufs de *Gymnosoma carpocoridis* sur un même *Carpocoris pudicus*
- 5 œufs de *Clytiophasia dalmatica* sur un même *Graphosoma italicum*
- 8 œufs de *Cystogaster globosa* sur une même *Aelia acuminata*
- 12 œufs de *Gymnosoma dolycoridis* sur un même *Dolycoris baccarum*

Ayant en outre trouvé, par deux ou par trois, les œufs ou les larves de *Cylindromyia brassicaria*, *Leucostoma analis*, *Altophorella obesa*, *Chryseria hettuo*, *Clytiomyia continua*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra*, *Gymnosoma rotundata*, etc..., je considère que, pratiquement, toutes les espèces de Phasiinae peuvent réaliser des infestations simultanées.

J'ai pu obtenir, *in vitro*, en ne présentant qu'un seul hôte à la fois à une ♀, de nombreuses infestations simultanées extrêmement élevées dont voici les maxima :

- 9 œufs de *Cystogaster globosa* sur un imago de *Neotiglossa leporina*
- 10 œufs de *Cystogaster globosa* sur un imago d'*Aelia acuminata*
- 10 œufs de *Gymnosoma clavata* sur un imago de *Dolycoris baccarum*
- 11 œufs de *Clytiophasia dalmatica* sur un imago d'*Eurygaster austriaca*
- 11 œufs de *Gymnosoma rotundata* sur un imago de *Palomena prasina*
- 12 œufs de *Gymnosoma rotundata* sur un stade III de *Palomena prasina*
- 20 œufs de *Gymnosoma carpocoridis* sur un imago de *Carpocoris pudicus*
- 21 œufs de *Gymnosoma carpocoridis* sur un stade V de *Carpocoris pudicus*
- 22 œufs de *Gymnosoma carpocoridis* sur un imago de *Dolycoris baccarum*
- 22 œufs de *Gymnosoma dolycoridis* sur un imago de *Dolycoris baccarum*

VIKTOROV (1960 a : 108) a obtenu, de même, jusqu'à 30 œufs de *Chryseria hettuo* sur une seule *Eurygaster integriceps*.

2° INFESTATIONS HÉTÉROSPÉCIFIQUES ET MIXTES - Hormis le cas récemment publié par VIKTOROV (1960 a : 114), les infestations simultanées hétérospécifiques et mixtes par les Phasiinae ont été totalement méconnues, faute d'une détermination des œufs et larves parasites rencontrés.

Il s'agit cependant d'un phénomène banal. J'ai couramment observé, sur un même individu hôte de la nature, les œufs ou les larves des Phasiinae de 2 ou 3 espèces appartenant à une, deux ou trois sous-tribus différentes. J'ai pu aisément compliquer *in vitro* des cas naturels par infestation additionnelle due à une *Gymnosoma*.

Dans deux cas exceptionnels, j'ai même rencontré, sur un seul individu de *Dolycoris baccarum* de la nature, jusqu'à 4 espèces différentes de parasites appartenant à 3 sous-tribus (*Helomyia lateralis*, *Cylindromyia brassicaria*, *Gymnosoma dolycoridis* et *G. clavata*, d'une part; *G. dolycoridis*, *C. brassicaria*, *Ectophasia rostrata* et *E. rubra* d'autre part).

Une grande multiplicité de combinaisons - éventuellement plus complexes encore - me paraît possible, car nombre d'espèces de Phasiinae fréquentant,

dans le même temps, un même biotope, sont susceptibles d'y attaquer une même espèce d'hôte.

J'ai donné, au Chap. V, des exemples de Phasiinae récoltés simultanément. Je puis encore mentionner les quelques exemples suivants d'hôtes en activité pris, à Richelieu, dans un même temps, en une même station et infestés simultanément par plusieurs espèces de Phasiinae.

Ex. 1 - Dans la plupart de ses stations, en été, *Aelia acuminata* est simultanément attaquée par *Cyslogaster globosa* et *Neocyptera auriceps*.

Ex. 2 - En station XXXVI (cf. Chap. IX, Sect. B 3), les *Eurygaster* en estivation hébergent simultanément *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*.

Ex. 3 - En station XXII, en 1949-50 (il s'agissait encore, alors, d'une friche fleurie, et non d'un roncler), *Graphosoma italicum* portait simultanément les œufs d'*Helomyia lateralis*, *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra*, *Gymnosoma clavata* et, plus rarement *G. carpoecoidis*.

Ex. 4 - En station XXIV, en septembre 1960, les *Dolycoris baccarum* des *Verbascum* étaient hôtes à la fois de *Cylindromyia brassicaria*, *Gymnosoma dolycoridis*, *G. clavata*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra* et *Helomyia lateralis*.

Je pourrais citer nombre d'autres exemples; je pense que, pratiquement, toutes les combinaisons qu'autorisent les Wirtskreis des Phasiinae ont des chances de se trouver réalisées.

b - Causes des infestations simultanées

Selon OTTEN (1940 : 323), qui a observé jusqu'à 4 œufs de *Slylogymnomyia nitens* sur *Sciocoris cursitans*, « da in einer Reihe von Fällen die Eier sehr nahe beieinander legen, besteht durchans die Möglichkeit, dass sie von ein und demselben nitens ♀ in der gleichen Legestellung abgesetzt wurden ».

Cette interprétation n'est, bien entendu, pas valable dans les cas d'infestations simultanées *hétérospécifiques* ou *mixtes*. Mais, même en ce qui concerne les infestations *homospécifiques*, elle paraît erronée, car les ♀♀ de Phasiinae ne pondent qu'un œuf à la fois (cf. Chap. VI). Les œufs de même espèce sur un même hôte ne se trouvent contigus que du fait de la fixité des manœuvres de ponte dans l'espèce (cf. Chap. VII).

Au demeurant, nombre d'infestations simultanées homo- et hétérospécifiques résultent de pontes plus ou moins décalées dans le temps : hôtes infestés avant puis après l'hivernage (FEDOROV 1947 : 52), *Dolycoris* infestés au stade V par une *Cylindromyia* et au stade adulte par une *Gymnosoma*, Hétéroptères portant des œufs à des degrés divers de développement ou hébergeant des larves d'âges très différents, etc...

En règle générale, les infestations simultanées, quel que soit leur type, témoignent donc d'autant d'attaques de l'hôte que celui-ci porte de germes.

L'interprétation qui s'impose tout naturellement est que le taux d'infestations simultanées dépend du rapport entre l'effectif des hôtes et le potentiel d'infestation des Phasiinae (fécondité \times nombre de ♀♀) en un temps et dans une station donnés. Sans repousser absolument cette manière de voir, déjà formulée par DRAKE (1920 : 71), TAYLOR (1945 : 13 du sep.) et VIKTOROV (1960 a : 108) et que confirme l'importance des infestations simultanées *in vitro*, l'on peut tenir l'intervention d'autres facteurs pour certaine.

En effet, dans mes observations comme dans celles des auteurs, les infestations simultanées par 3 ou 4 parasites et au-delà sont généralement bien plus nombreuses que probables et ne sont donc pas entièrement attribuables au hasard.

Ainsi, dans la population de *Dolycoris baccarum* observée en Station XXIV à Richelieu en 1960, 19 imagos sur 68 portaient des œufs de *Gynnosoma dolycoridis*, soit un taux d'attaque de 27 % des imagos; dans l'hypothèse d'une infestation au hasard, on aurait dû observer des taux d'infestation simultanées de 7.29 % ($27^2/100^2$) pour 2 œufs, 1,96 % ($27^3/100^3$) pour 3 œufs et des taux à peu près ou totalement négligeables pour 4 à 12 œufs ($27^4/100^4$ à $27^{12}/100^{12}$); or, tel n'était pas le cas, puisque 3 imagos portaient 2 œufs, 3 en portaient 3 et 6 en portaient de 4 à 12 !

Certains individus hôtes paraissent donc prédisposés à des infestations répétées. L'hypothèse qui vient à l'esprit et que j'ai déjà avancée dans un cas similaire (Contr. VII : 231), est que la présence d'un premier parasite crée cette prédisposition par modification du comportement de l'hôte. Qu'il en soit ainsi dans les cas d'hôtes déjà effectivement parasités (p. ex. *Dolycoris baccarum* hôte d'une larve II de *Cylindromyia* et recevant des œufs de *Gynnosoma*) serait à décider par des expériences de choix entre un hôte indemne et un hôte parasité.

Mais il est permis de douter que la simple présence d'un œuf non éclos sur un Hétéroptère modifie la disponibilité de celui-ci envers des ♀♀ ponduses subséquentes, sinon dans un sens défavorable, puisque la présence d'un œuf en place peut être un obstacle au dépôt d'autres œufs (cf. Chap. VII).

Il faut donc s'en tenir à l'hypothèse que certains hôtes présentent une disponibilité individuelle particulièrement élevée tandis que certains autres (comportement plus labile, etc...) échappent à tous parasites ainsi que BEARD (1940 : 659) l'a déjà indiqué.

2. — PARASITISME SIMULTANÉ

Les discussions qui suivent exigent des données extrêmement précises, je dois considérer 13 de mes 160 cas de parasitisme simultané comme inutilisables pour diverses raisons : hôtes relevant d'un lot où les larves solitaires mêmes sont victimes d'un encapsulement (8); observations incomplètes ou état défectueux du matériel (3); hôte hébergeant déjà une larve de Braconide (1); intervention expérimentale subséquente (1). Je me référerai donc à 147 hôtes qui renfermaient, au total, 370 larves (148 vivantes ou ayant vécu jusqu'à l'abandon de l'hôte et 222 mortes).

a - Caractéristiques du parasitisme simultané

1° NOMBRE DE LARVES PAR HÔTE - Faute de dissections, la plupart des auteurs ne se sont pas intéressés à cette question. Parmi les auteurs de dissections, NIELSEN (1909 : 77), MILLIKEN & WADLEY (1923 : 29) et KHEBNIKOVA (1927 : 208) déclarent n'avoir observé que des larves solitaires. D'autres signalent deux ou trois larves dans l'hôte (FRANÇA 1920 : 446, MORRIS 1929 b : 149, OTTEN 1943 : 138, SCHORR 1957 : 579) ou bien, en mentionnent plusieurs, sans autrement préciser (WORTHLEY 1924 : 15, BEARD 1940 : 641, BERRY 1951 : 338, VIKTOROV 1960 a : 113-114). Seul FEDOTOV (1947 : 53) a effectué un dénombrement; sur 85 *Eurygaster integriceps* parasités, il a observé 69 hôtes renfermant une seule larve et 10, 5 et 1 hôtes hébergeant, respectivement, 2, 3 et 4 larves (espèces et stades non précisés).

TABLEAU O

HÔTES AYANT ASSURÉ LE DÉVELOPPEMENT TOTAL
DE 1 OU 2 LARVES ET RENFERMANT ENCORE
1 OU 2 LARVES VIVANTES (1)

| Nos | HÔTES (imagos) | LARVES III AYANT QUITTÉ L'HÔTE | LARVES VIVANTES DANS L'HÔTE |
|--|--------------------------------|--|--|
| 1 - Une première larve a quitté l'hôte après capture | | | |
| P 1127 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Ectophasia rubra</i> | 1) <i>Gymnosoma dolycoridis</i> st. I 2) <i>Gymnosoma dolycoridis</i> st. I |
| P 2220 | <i>Graphosoma italicum</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> st. I |
| 2 - Une première larve a quitté l'hôte avant capture | | | |
| P 738 | <i>Lygaeus pandurus</i> | <i>Leucostoma sp.</i> | <i>Helomyia lateralis</i> st. I |
| P 1393 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyrtus auriceps</i> | <i>Cystogaster globosa</i> st. II |
| 3 - Une première larve a quitté l'hôte avant capture et, de plus, une seconde larve l'a quitté après capture | | | |
| P 1444 | <i>Dolycoris baccarum</i> | 1) <i>Cylindromyia (s. str.) sp.</i> 2) <i>Helomyia lateralis</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> st. II |
| <p>(1) Dans ce tableau et les cinq suivants, les œufs portés par l'hôte sans qu'il y ait eu pénétration de larves sont omis; seul est mentionné le numéro du premier parasite.</p> | | | |

J'ai personnellement relevé :

| | |
|-------------------------|-----------|
| 2 larves dans | 105 hôtes |
| 3 larves dans | 24 hôtes |
| 4 larves dans | 13 hôtes |
| 6 larves dans | 1 hôte |
| 7 larves dans | 3 hôtes |
| 9 larves dans | 1 hôte |

La fréquence du parasitisme par 3 larves et plus permet d'écarter d'emblée toute hypothèse d'une résistance quelconque de l'hôte lui-même aux infestations multiples.

2° SORT DES LARVES SURNUMÉRAIRES - Selon PANTEL (1910 : 163-169), « l'élimination des larves surnuméraires » constitue le trait essentiel de la concurrence intervenant entre larves de Tachinaires normalement solitaires.

Quant aux *Phasiinae*, les opinions des auteurs sont variables.

Selon WORTHLEY (1924 : 15), la pénétration dans l'hôte de plusieurs larves de *Trichopoda pennipes* semble « to result in the early death of the host and of the parasites within »; OTTEN (1940 : 325) a émis la même opinion.

D'après HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25), chez *Bogostella fasciata* normally only one parasite matures in each host, but occasionally two succeed in maturing ». (Doit-on entendre par là que deux larves abandonnent l'hôte où que l'on trouve deux larves II dans certains hôtes ?).

BEARD (1940 : 641) partage le point de vue devenu classique de PANTEL. Il constate que, chez *Trichopoda pennipes*, en dépit d'un « extensive superparasitism, the emergence of more than one maggot from a single host has never been observed by the writer nor reported by others » et admet que « this implies the elimination of all but one larva ». O'CONNOR (1950 : 69) refète le même point de vue.

Pour OTTEN (1943 : 138), chez *Leucostoma sp.* parasite de *Lygaeus*, « eine Doppelparasitierung ist selten, es können dabei allerdings beide Dipterenlarven ausreifen » (Ces termes sont aussi ambigus que ceux de HARGREAVES & TAYLOR l. c.).

FEDOTOV (1947 : 55) se rallie à l'opinion classique, quoiqu'il n'ait observé que 16 *Eurygaster* renfermant plusieurs larves (v. supra). Il précise toutefois (l. c. : 54) que « dans la plupart des cas où deux larves étaient présentes, une seule demeurait vivante; dans le cas où il s'en trouvait trois, deux le plus souvent étaient vivantes et lorsqu'il y en avait quatre, deux étaient vivantes ».

Pour BERRY (1951 : 338), lorsque chez *Acautona peruviana* « several eggs are laid in the same host, only one of the parasitic larvae survives, but there is no harmful effect except the loss of the superfluous eggs ».

Selon VIKTOROV enfin (1960 a : 113), « une seule larve de *Chryseria helluo* achève son développement dans chaque individu hôte » et (l. c. : 114) « une situation très semblable s'observe dans le cas du parasitisme simultané des larves de *C. helluo* et *Phasia subcoleoptrata* ».

Ces données confirment *grosso-modo* la règle de PANTEL, mais sans prévisions suffisantes.

J'ai personnellement constaté que dans les 147 hôtes étudiés :

- [1] 5 hôtes, après le départ de 1 ou même 2 larves, renfermaient encore 1 ou 2 larves parfaitement viables (cf. Tabl. O);
- [2] 10 hôtes renfermaient 2 larves simultanément vivantes (et, éventuellement des larves additionnelles mortes) (cf. Tabl. P);
- [3] 16 hôtes renfermaient de 2 à 3 larves toutes mortes (cf. Tabl. Q);
- [4] 116 hôtes renfermaient 1 larve vivante et, de plus, de 1 à 8 larves mortes (cf. Tabl. R, S, T et cas complexes non tabulés) (1).

(1) Je n'ai tabulé que les cas utiles aux discussions qui suivent; sont exclus des tableaux les polynômes hétérosécifiques ou mixtes et divers cas plus simples, mais dans lesquels l'espèce de certaines larves n'était pas déterminable en toute certitude.

TABLEAU P
HÔTES RENFERMANT 2 LARVES VIVANTES

| N ^o | HÔTES (imagos) | LARVES VIVANTES | | |
|---|------------------------------------|---|--------|--------|
| | | Identité | Nombre | |
| | | | st. I | st. II |
| 1 - Parasitisme simultané homospécifique | | | | |
| P 937 | <i>Elasmucha grisea</i> (1) | <i>Subelytia rotundiventris</i> | | 2 |
| P 953 | <i>Elasmostethus interstinctus</i> | <i>Subelytia rotundiventris</i> | | 2 |
| P 1602 | <i>Dotycoris baccarum</i> | <i>Cytindromyia (s. str.) sp.</i> | | 2 |
| 2 - Parasitisme simultané hétérospécifique | | | | |
| P 618 | <i>Rhaphigaster nebulosa</i> | 1) <i>Brummatophora aurigera</i> 2) <i>Chaetocyptera bicolor</i> | 1 | 1 |
| P 1715 | <i>Arma custos</i> | 1) <i>Phania vittata</i> 2) <i>Phaniina sp. 2</i> | 1 1 | |
| P 1928 | <i>Carpocoris pudicus</i> | 1) <i>Ectophasia rostrata</i> 2) <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | | 1 1 |
| P 1944 | <i>Lygaeus saxatilis</i> | 1) <i>Ectophasia rubra</i> 2) <i>Ectophasia rostrata</i> | 1 | 1 |
| P 2001 | <i>Dotycoris numidicus</i> | 1) <i>Cytindromyia (s. str.) sp.</i> 2) <i>Helomyia lateralis</i> | | 1 1 |
| P 2039 | <i>Dotycoris numidicus</i> | 1) <i>Cytindromyia (s. str.) sp.</i> 2) <i>Helomyia lateralis</i> | | 1 1 |
| P 2217 | <i>Holcostethus vernalis</i> | 1) <i>Ectophasia rostrata</i> 2) <i>Cytindromyia (s. str.) sp.</i> | | 1 1 |
| (4) Renfermait, en outre, une larve II morte. | | | | |

TABEAU Q
HÔTES NE RENFERMANT QUE DES LARVES MORTES

| Nos | HÔTES (imagos) | NOMBRE DE LARVES MORTES | | | |
|---|---------------------------------|---------------------------------|-------|----|-----|
| | | IDENTITÉ | STADE | | |
| | | | I | II | III |
| 1 - Parasitisme simultané homospécifique; binômes | | | | | |
| P 255 | <i>Graphosoma italicum</i> | <i>Clytiophasia dalmatica</i> | 2 | | |
| P 437 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cyslogaster globosa</i> | 2 | | |
| P 968 | <i>Piezodorus lituratus</i> | <i>Subctytia rotundiventris</i> | | 2 | |
| P 1344 | <i>Gonocerus acuteangulatus</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | 2 | | |
| P 1347 | <i>Gonocerus acuteangulatus</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | 2 | | |
| P 1382 | <i>Eurydema ornata</i> | <i>Clytiomyia continua</i> | 2 | | |
| P 1755 | <i>Aelia cognata</i> | <i>Gymnosoma desertorum</i> | 1 | 1 | |
| P 1873 | <i>Eurygaster austriaca</i> | <i>Chryseria helluo</i> | | 1 | 1 |

Laisant de côté les 10 cas cités en [2] et dont l'évolution n'était pas achevée, on peut estimer que, dans mon matériel, les conséquences du parasitisme simultané ont été, globalement les suivantes :

- survie d'une seule larve dans 84,7 % des cas (116/137);
- élimination mutuelle de toutes les larves dans 11,6 % des cas (16/137);
- développement complet de plus d'une larve dans 3,6 % des cas (5/137) (1).

(1) En admettant même que la deuxième infestation des 3 hôtes figurant en 2 et 3 du Tabl. Q se soit produite après le départ du premier parasite — ce que rien ne permet d'ailleurs d'affirmer — ces pourcentages ne seraient pas significativement modifiés.

TABLEAU Q

(suite)

| Nos | HÔTES (Imagos) | NOMBRE DE LARVES MORTES | | | |
|--|---------------------------------|--|--------|----|--------|
| | | IDENTITÉ | STADE | | |
| | | | I | II | III |
| 2 - Parasitisme simultané hétérosécifique; binômes | | | | | |
| P 352 | <i>Graphosoma italicum</i> | 1) <i>Helomyia lateralis</i> 2) <i>Ectophasia rostrata</i> | | | 1 1 |
| P 431 | <i>Gonocerus juniperi</i> | 1) <i>Ectophasia rubra</i> 2) <i>Brumptalophora aurigera</i> | 1 1 | | |
| P 960 | <i>Gonocerus aculeangulatus</i> | 1) <i>Ectophasia rostrata</i> 2) <i>Brumptalophora aurigera</i> | 1 1 | | |
| P 962 | <i>Gonocerus aculeangulatus</i> | 1) <i>Helomyia lateralis</i> 2) <i>Ectophasia rubra</i> | 1 1 | | |
| P 1636 | <i>Alydus calcaratus</i> | 1) <i>Helomyia lateralis</i> 2) <i>Ectophasia rubra</i> | | 1 | 1 |
| 3 - Parasitisme simultané homosécifique; trinômes | | | | | |
| P 500 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | | 3 |
| P 1373 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 1 | 2 | |
| P 2378 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | | | 3 |

L'élimination des larves surnuméraires est donc un phénomène d'une haute probabilité, mais non point, cependant, comme l'a admis PANTEL (1910 : 164), « un épisode régulier de la vie du parasite ». La non-élimination et l'élimination totale demeurent des possibilités non négligeables, illustrées ici, pour la première fois, d'exemples précis.

3° ÉLIMINATION INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE - L'étude de binômes (2 larves seulement en présence) homo- ou hétérosécifiques et de polynômes (plusieurs larves en présence) homosécifiques montre que les éliminations

intra- et interspécifiques des larves surnuméraires sont des phénomènes plus répandus qu'on ne le croyait jusqu'alors.

L'élimination intraspécifique est connue chez *Trichopoda pennipes*, *Bogosiella fasciata*, *Leucostoma* sp., *Acaulona peruviana* et *Chryseria helluo* (cf. 2^o supra) et chez *Gymnosoma brachypeltae* (sub nom. « Verbeckei », SCHÖNER 1957 : 579).

Je l'ai observée (cf. Tabl. Q 1 et 3, S et T) chez *Neocyptera auriceps*, *Cylindromyia* (s. str.) sp., *Leucostoma analis*, *Brumptalophora aurigera* et *Allophora hemiptera* pour les espèces à œufs injectés dans l'hôte; chez *Helomyia lateralis*, *Subelytia rotundiventris*, *Chryseria helluo*, *Clytiomyia continua*, *Clytiophasia dalmatica*, *Ectophasia rostrata*, *E. rubra*, *Cyslogaster globosa*, *Gymnosoma clavata*, *G. desertorum*, *G. dolycoridis* et *G. carpocoridis* pour les espèces à œufs pondus sur l'hôte.

Ces 17 espèces étant celles-là mêmes que j'ai le plus fréquemment rencontrées, je ne doute pas qu'un matériel plus abondant des autres espèces m'eût permis d'établir la parfaite généralité de l'élimination intraspécifique dans la sous-famille.

L'élimination interspécifique n'était connue que d'après les observations de ВИКТОРОВ (1960 a : 114) sur le binôme *Chryseria helluo* \rightleftharpoons *Phasia subcoleoprata*.

Je l'ai constatée (cf. Tabl. Q 2 et R) dans les 24 binômes suivants (les flèches indiquent le sens des dominances effectivement observées, ce qui ne signifie nullement les seules observables) :

- Cylindromyia* (s. str.) sp. \rightleftharpoons *Gymnosoma dolycoridis*;
Neocyptera auriceps \rightarrow *Cyslogaster globosa*;
N. auriceps \rightleftharpoons *Helomyia lateralis*;
N. auriceps \rightarrow *Clytiomyia continua*;
N. auriceps \rightarrow *Ectophasia rostrata*;
Chaetocyptera bicolor \rightarrow *E. rostrata*;
Phanina sp. 2 \rightarrow *Phania vittata*;
Brumptalophora aurigera \rightleftharpoons *E. rostrata*;
B. aurigera \rightleftharpoons *E. rubra*;
B. aurigera \rightarrow *Chaetocyptera bicolor*;
B. aurigera \rightarrow *Gymnosoma dolycoridis*;
Allophorella obesa \rightarrow *ine. sedis*;
Phasia subcoleoprata \rightarrow *Cylindromyia* (s. str.) sp.;
Helomyia lateralis \rightarrow *Cylindromyia* (s. str.) sp.;
H. lateralis \rightleftharpoons *Ectophasia rostrata*;
H. lateralis \rightleftharpoons *E. rubra*;
H. lateralis \rightarrow *Gymnosoma dolycoridis*;
Clytiomyia continua \rightarrow *Helomyia lateralis*;
Ectophasia rostrata \rightarrow *E. rubra*;
E. rostrata \rightarrow *Gymnosoma carpocoridis*;
E. rubra \rightarrow *Cylindromyia* (s. str.) sp.;
Gymnosoma clavata \rightarrow *Cylindromyia* (s. str.) sp.;
G. clavata \rightleftharpoons *G. dolycoridis*;
G. dolycoridis \rightarrow *G. carpocoridis*.

On notera que, dans le cas d'une élimination interspécifique, il n'y a aucune dominance obligatoire d'une espèce sur l'autre. Les 8 binômes cités ci-dessus en témoignent, dans lesquels, chez un même hôte, l'élimination a lieu tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. Je suis bien persuadé qu'un matériel plus abondant m'eût permis de reconnaître d'autres cas encore. Le

binôme *Gymnosoma dolycoridis* \mp *Cylindromyia* (*s. str.*) *sp.* est typique : dans 10 hôtes, tous *Dolycoris*, j'ai constaté 5 fois l'élimination de la première espèce par la seconde et 5 fois l'élimination réciproque (Tabl. R).

L'élimination des larves surnuméraires ne dépend donc pas de leur identité spécifique.

4^o STADE DES LARVES ÉLIMINÉES - BEARD (1940 : 641) admet que les larves surnuméraires de *Trichopoda pennipes* sont éliminées dans la très grande majorité des cas au stade I (2 exceptions sur environ 250 cas).

N'ayant observé qu'une fois (sur 16) deux larves simultanément pourvues d'un siphon, FEDOTOV (1947 : 54) estime de même que « si deux ou plusieurs larves [d'espèces non précisées] sont présentes dans une même punaise, une seule d'entre elles établit par ses stigmates postérieurs un rapport avec l'air des trachées du thorax de l'hôte »; ceci suppose la perte des autres à un stade jeune précédant la formation du siphon.

Ces opinions rejoignent celle de PANTEL (*l. c.* : 168), selon qui « le sort des parasites surnuméraires se joue souvent au stade I », mais qui reconnaît cependant la possibilité d'une survie au-delà du stade I des larves de *Gymnosoma* parasites simultanés (*l. c.* : 164).

VIKTOROV (1960 a : 113) déclare, au contraire, que l'élimination « intervient aux divers stades de développement des parasites »; il ne donne cependant aucune précision numérique.

J'ai, pour ma part, procédé à de nombreux décomptes en recherchant systématiquement les cadavres et siphons des larves correspondant aux œufs portés par l'hôte. Ceci me permet de confirmer qu'une larve de *Phasiinae* peut être éliminée à n'importe quel stade, car, sur 222 larves mortes dans les 147 hôtes étudiés, 122 se trouvaient au stade I, 92 au stade II et 8 au stade III.

Nombre de larves II et toutes les larves III éliminées avaient formé leur siphon. Il serait donc tout à fait erroné de croire avec PANTEL (1910 : 164) que « ce n'est qu'après s'être assuré la possession exclusive de l'hôte que l'individu vainqueur se met en mesure de se fixer ».

La possibilité d'une élimination aux divers stades s'observe aussi bien, que la compétition soit intra- ou interspécifique.

Dans 40 hôtes renfermant deux larves d'espèces différentes dont une seule vivante (cf. Tabl. R), la larve éliminée se trouvait au stade I dans 21 cas, au stade II dans 18 cas et au stade III dans 1 cas. De même dans 30 hôtes hébergeant deux larves de même espèce dont une seule vivante (cf. Tabl. S), l'autre fut éliminée 18 fois au stade I et 12 fois au stade II.

Le stade atteint avant l'élimination ne dépend pas de l'identité de la larve, une même espèce, dans un même binôme, pouvant succomber au stade I, II ou III (v. par exemple les éliminations de *Gymnosoma dolycoridis* dans le Tabl. R et celles de *Clytiophasia dalmatica* ou *Cystogaster globosa* dans le Tabl. S).

Le cas de *Cylindromyia* (*s. str.*) *sp.* parasite de *Dolycoris* qui, dans 13 cas sur 13 mentionnés au Tabl. R est éliminée au stade II ne constitue une exception qu'en apparence. Ce *Phasiinae*, en effet, attaque très fréquemment son hôte préimaginal (cf. Chap. IX, Sect. B) et sa larve est déjà passée au stade II lorsque l'hôte atteint le stade imago. Il s'ensuit que le stade le plus jeune de la *Cylindromyia* entrant en concurrence avec les *Ectophasiini* qui pondent sur l'imago des *Dolycoris* est évidemment ce stade II.

Chez un autre *Cylindromyitina*, *Neocyptera auriceps*, qui attaque les imagos d'*Aelia*, le stade I est bien, conformément à ce qui précède, passible d'élimination (cf. Tabl. R et autres cas complexes non tabulés).

TABLEAU R
 HÔTES RENFERMANT 1 LARVE VIVANTE
 ET 1 LARVE MORTE D'ESPÈCE DIFFÉRENTE

| HÔTES | LARVE VIVANTE | | LARVE MORTE | | NOMBRE DE CAS |
|------------------------------|-----------------------------------|-------|-----------------------------------|-------|---------------|
| | Identité | Stade | Identité | Stade | |
| <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | I | 4 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | III | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | III | 1 |
| <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | I | <i>Cystogaster globosa</i> | I | 1 |
| <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | I | <i>Ectophasia rostrata</i> | I | 1 |
| <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | III | <i>Helomyia lateralis</i> | I | 1 |
| <i>Eurydema oleracea</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | II | <i>Clytiomyia continua</i> | II | 1 |
| <i>Rhaphigaster nebulosa</i> | <i>Chaetocyptera bicolor</i> | II | <i>Ectophasia rostrata</i> | I | 1 |
| <i>Troilus luridus</i> | <i>Phasiina</i> sp. 2 | I | <i>Phasia villata</i> | I | 1 |
| <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Phasia suboleoptrata</i> | III | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 2 |
| <i>Rhaphigaster nebulosa</i> | <i>Brumptalophora aurigera</i> | III | <i>Ectophasia rostrata</i> | II | 1 |
| <i>Rhaphigaster nebulosa</i> | <i>Brumptalophora aurigera</i> | III | <i>Chaetocyptera bicolor</i> | II | 1 |
| <i>Rhaphigaster nebulosa</i> | <i>Brumptalophora aurigera</i> | I | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | I | 1 |
| <i>Beosus maritimus</i> | <i>Allophorella obesa</i> | II | <i>Inceriae sedis</i> | I | 1 |
| <i>Aelia acuminata</i> | <i>Helomyia lateralis</i> | II | <i>Neocyptera auriceps</i> | I | 1 |

TABLEAU R
(suite)

| HÔTES | LARVE VIVANTE | | LARVE MORTE | | NOMBRE DE CAS |
|-----------------------------|------------------------------|-------|--------------------------------------|-------|---------------|
| | Identité | Stade | Identité | Stade | |
| <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Helomyia lateralis</i> | II | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 1 |
| <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Helomyia lateralis</i> | III | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | I | 1 |
| <i>Carpocoris pudicus</i> | <i>Helomyia lateralis</i> | III | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | II | 1 |
| <i>Eurydema olivacea</i> | <i>Clytiomyia continua</i> | II | <i>Helomyia lateralis</i> | I | 1 |
| <i>Coreus marginatus</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | III | <i>Helomyia lateralis</i> | I | 1 |
| <i>Eurydema ventralis</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | II | <i>Ectophasia rubra</i> | I | 1 |
| <i>Piezodorus lituratus</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | III | <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | II | 1 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Ectophasia rubra</i> | II | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 1 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma clavata</i> | II | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 3 |
| <i>Piezodorus lituratus</i> | <i>Gymnosoma clavata</i> | II | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | I | 1 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | II | <i>Gymnosoma clavata</i> | I | 1 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | II | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 5 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | II | <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | I | 1 |
| <i>Aelta acuminata</i> | <i>Ectophasiini</i> sp. | II | <i>Neocyrtus auriceps</i> | I | 2 |
| <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Ectophasiini</i> sp. | II | <i>Cylindromyia</i> (s. str.) sp. | II | 1 |

5° STADE DES LARVES ÉLIMINATRICES — PANTEL (l. c. : 164-165) reconnaît des facultés éliminatrices surtout aux larves I, mais également aux larves II de Tachinaires. Chez les *Phasiinae*, la question n'a pas été étudiée. VIKTOROV (1960 a : 114) a simplement supposé « que les larves jeunes des *Phasiinae* sont les plus actives dans la lutte contre les concurrentes ».

En considérant, à nouveau, des binômes, je suis en mesure d'apporter des données plus précises.

Dans 13 binômes (Tabl. Q 1 et 2) où la situation a été « fixée » par la mort mutuelle des 26 protagonistes, j'ai trouvé ceux-ci 17 fois au stade I, 5 fois au stade II et 4 fois au stade III. J'en conclus que tous les stades sont capables d'éliminer des concurrents, mais que, de toute évidence, cette capacité s'exprime d'autant mieux que la larve est plus jeune ou plus petite.

Dans 70 binômes (Tabl. R et S) où une seule des larves était restée vivante, j'ai trouvé celle-ci 6 fois au stade I, 43 fois au stade II et 21 fois au stade III. Ces résultats n'infirmant en rien la conclusion qui précède, car, dans des Hétéroptères pris dans la nature et dont on ignore la date d'infestation, les larves survivantes ont eu le temps de dépasser le stade auquel elles furent éliminatrices, notamment le stade I qui est souvent fort court.

6° PRIORITÉ D'INFESTATION ET ÉLIMINATION — L'opinion de PANTEL (l. c. : 167) sur les larves « précoces » et « retardataires » conduit à s'interroger sur une éventuelle prééminence de la première larve installée dans l'hôte.

Compte tenu des possibilités d'élimination à tout stade par une larve de tout stade (v. *supra* 4° et 5°), l'on doit s'attendre à trouver — entre autres cas — des exemples d'élimination du premier occupant par une larve pénétrant ultérieurement dans l'hôte. Aux exemples donnés par VIKTOROV (1960 a : 114) dans le cas du binôme *Chryseria helluo* ± *Phasia subcoleoprata*, je puis ajouter les suivants :

α) La larve I de *Cystogaster globosa* peut éliminer une larve II de sa propre espèce (cas P 849 du Tabl. S; c'est le seul exemple qui procède de l'observation brute des binômes où survit une seule larve; les dissections d'hôtes pris dans la nature interviennent un temps indéterminé après l'événement élimination — v. *supra* — et l'on ne peut espérer d'elles beaucoup d'exemples précis).

β) La larve I de *Gymnosoma deserlorum* et la larve II de *Chryseria helluo* peuvent éliminer la larve de leur propre espèce au stade suivant (éliminations homospécifiques réciproques de stades différents; cas P 1755 et P 1873 du Tabl. Q 1).

γ) Une larve de *Gymnosoma* ou d'*Ectophasia*, pénétrant dans l'imago de *Dolycoris baccarum*, en été, peut y éliminer une larve de *Cylindromyia* (s. str.) sp. qui s'y trouve, en général, depuis le stade IV ou V (10 cas dans le Tabl. R) (pour l'infestation cylindromyenne préimaginale des *Dolycoris*, v. Chap. IX, Sect. B).

δ) Dans trois cas expérimentaux, une larve de *Gymnosoma clavata*, issue d'un œuf pondu *in vitro* sur des *Dolycoris baccarum* déjà parasités naturellement, a totalement supplanté le premier occupant (une larve de *G. dolycoridis* et deux larves de *Cylindromyia* [s. str.] sp., toutes mortes au stade II).

La première larve de *Phasiinae* installée dans un hôte ne tire donc nul avantage de cette priorité dans sa concurrence avec les autres larves, qu'elles soient ou non de même espèce.

L'élimination du premier occupant ne constitue pas davantage une règle absolue (cf. les survies multiples et les éliminations mutuelles des Tabl. O, P et Q), ainsi que je m'en suis assuré expérimentalement (élimination, dans les mêmes conditions que ci-dessus, d'une larve de *Gymnosoma clavata* par une larve de *Cylindromyia* déjà en place).

7° SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ET CONCURRENCE INTERSPÉCIFIQUE — Dans les cas de concurrence interspécifique, la réussite de telle ou telle larve ne semble pas dépendre de son degré de spécificité pour l'hôte.

Bien des binômes témoignent de la concurrence de parasites également spécifiques de leurs hôtes (*Chryseria helluo* \rightleftharpoons *Phasia subcoleoprata* chez les *Eurygaster*, cf. VIKTOROV l. c.; *Neocyptera auriceps* \rightarrow *Cystogaster globosa* chez *Aelia acuminata*; *Gymnosoma dolycoridis* \rightleftharpoons *Cylindromyia* [s. str.] sp. chez les *Dolycoris*); ils n'apportent à cet égard aucune certitude.

Par contre, certaines larves spécifiques peuvent succomber à des parasites polyphages. Par exemple *Phasia subcoleoprata*, *Helomyia lateralis* et *Ectophasia rubra* peuvent éliminer *Cylindromyia* (s. str.) sp. dans les hôtes *Dolycoris*; de même *H. lateralis* peut supplanter *Neocyptera auriceps* dans l'hôte *Aelia acuminata* (cf. Tabl. R).

Mes observations trop peu nombreuses ne me permettent pas de préciser la fréquence de ce fait, en lui-même indubitable.

8° SURINFESTATION ET STADE D'ÉLIMINATION — L'étude des binômes homospecifics permet de montrer (cf. 4°) que l'élimination des larves surnuméraires ne dépend pas obligatoirement de leur stade.

L'étude des polyômes homospecifics indique que, par contre, le nombre des larves en présence a une influence nette sur le stade auquel elles sont éliminées.

Dans 18 hôtes renfermant chacun de 3 à 7 larves de la même espèce (Tabl. T), dont une seule survivante, les larves mortes se trouvaient dans 34, 17 et 1 cas aux stades I, II et III respectivement. Je rappelle que dans les binômes homospecifics (cf. 4°) l'élimination au stade II est relativement plus fréquente.

Tout se passe comme si les larves avaient une espérance de vie d'autant plus courte qu'elles sont plus nombreuses.

9° ACTION SUR L'HÔTE — Pour WORTHLEY (1924 : 15) et OTTEN (1940 : 325), l'infestation simultanée de l'hôte a pour conséquence la mort prématurée de ce dernier. BEARD (1940 : 641) n'a nullement confirmé cette interprétation, et, selon BERRY (1951 : 338), le parasitisme simultané serait sans « harmful effect ».

Cette dernière opinion est assurément la plus conforme aux faits que j'ai observés, à savoir : dans 5 cas (Tabl. O), survie de l'hôte au-delà de la complète croissance d'une des larves, et, dans les 142 autres cas, hôte vivant et en bon état physiologique lors de sa dissection, quels que soient le nombre et les dimensions des larves vivantes ou mortes.

b - Processus d'élimination des larves surnuméraires

L'élimination des larves surnuméraires de Tachinaires résulte, le plus souvent, des traumatismes que les larves s'infligent accidentellement. Cette explication — qui ne vaudrait peut-être pas pour les larves d'Hyménoptères (cf. FISHER 1961) — rend compte de toutes les observations (v. 2° *infra*). Elle a cependant paru trop simple à certains auteurs qui, sans analyse précise des faits de parasitisme simultané, ont avancé diverses hypothèses fondées sur ce qu'ils supposaient des interactions dans le couple hôte/parasite normal.

Je les discute ci-après, dans le seul cas des *Phasiinae*, en posant en principe qu'une explication satisfaisante doit rendre compte des faits établis par l'analyse détaillée qui précède.

TABEAU S
HÔTES RENFERMANT 1 LARVE VIVANTE
ET 1 LARVE MORTE DE MÊME ESPÈCE

| N° | HÔTES (imago) | PARASITES | STADE DE LA LARVE | | | | |
|--------|------------------------------|-----------------------------------|-------------------|----|-----|-------|----|
| | | | vivante | | | morte | |
| | | | I | II | III | I | II |
| P 171 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | | | + | + | |
| P 1144 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Neocyptera auriceps</i> | + | | | | + |
| P 1556 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Cylindromyia (s. str.) sp.</i> | | + | | | + |
| P 2129 | <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Cylindromyia (s. str.) sp.</i> | | | + | | + |
| P 2167 | <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Cylindromyia (s. str.) sp.</i> | | + | | | + |
| P 707 | <i>Liorhysus hyalinus</i> | <i>Leucostoma analis</i> | | | + | | + |
| P 740 | <i>Liorhysus hyalinus</i> | <i>Leucostoma analis</i> | | | + | | + |
| P 994 | <i>Rhaptigaster nebulosa</i> | <i>Brumplalophora aurigera</i> | | | + | | + |
| P 975 | <i>Elasmucha grisea</i> | <i>Subelytia rotundiventris</i> | | + | | | + |
| P 1270 | <i>Graphosoma italicum</i> | <i>Clytiophasia dalmatica</i> | | | + | | + |
| P 1810 | <i>Eurygaster hollentota</i> | <i>Clytiophasia dalmatica</i> | | | + | | + |
| P 1815 | <i>Eurygaster hollentota</i> | <i>Clytiophasia dalmatica</i> | | + | | | + |
| P 1847 | <i>Eurygaster hollentota</i> | <i>Clytiophasia dalmatica</i> | | | + | | + |
| P 1653 | <i>Coranus aegyptius</i> | <i>Ectophasia rubra</i> | | + | | | + |
| P 972 | <i>Arma custos</i> | <i>Ectophasia rostrata</i> | | + | | | + |

TABLEAU S
(suite)

| N° | HÔTES (imago) | PARASITES | STADE DE LA LARVE | | | | |
|--------|-----------------------------|------------------------------|-------------------|----|-----|-------|----|
| | | | vivante | | | morte | |
| | | | I | II | III | I | II |
| P 458 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | + | |
| P 477 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | | + |
| P 589 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | + | |
| P 849 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | | | + |
| P 862 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | | + |
| P 893 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | | + |
| P 2108 | <i>Neotiglossa teporina</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | | | + |
| P 1336 | <i>Carpocoris pudicus</i> | <i>Gymnosoma clavata</i> | | | + | | + |
| P 1787 | <i>Aelia Germari</i> | <i>Gymnosoma desertorum</i> | | + | | | + |
| P 1787 | <i>Aelia cognata</i> | <i>Gymnosoma desertorum</i> | | + | | | + |
| P 404 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolyceoidis</i> | | | + | + | |
| P 1922 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolyceoidis</i> | | + | | | + |
| P 2344 | <i>Dolycoris baccarum</i> | <i>Gymnosoma dolyceoidis</i> | | + | | + | |
| P 2121 | <i>Dolycoris numidicus</i> | <i>Gymnosoma dolyceoidis</i> | | | + | | + |
| P 2262 | <i>Pezodorus lituratus</i> | <i>Gymnosoma dolyceoidis</i> | | + | | + | |

1° LES HYPOTHÈSES - α) *Compétition trophique* (1) - L'hypothèse d'une compétition purement trophique (« accaparement de vivres », PANTEL 1910 : 167; « Nahrungskonkurrenz », HENTING 1960 : 25) est la plus classique. Elle repose sur les postulats implicites que l'hôte ne peut nourrir qu'une seule larve parasite et que celle-ci passe par des phases obligatoires d'alimentation qui épuisent les possibilités de l'hôte.

Il est certes des cas où une seule larve de *Phasiinae* épuise l'hôte, mais l'on a vu également que la stéatophagie ou la sarcophagie des larves III ne sont ni obligatoires, ni toujours totales et que certains hôtes peuvent survivre des mois au départ d'un parasite (cf. Chap. IX). Nombre d'Hétéroptères sont donc virtuellement capables de nourrir plus d'une larve de *Phasiinae*. Les 15 cas des Tabl. O et P l'attestent éloquemment. Ces cas ne représentent que 11,4 % des 131 hôtes renfermant plusieurs larves dont une au moins vivante, mais dans les autres cas, les larves trouvées mortes simultanément et la larve vivante ont souvent atteint des stades avancés, ce qui suppose des prélèvements de nourriture plus élevés que ceux d'une larve unique.

L'hypothèse de la compétition trophique me paraît donc, ainsi qu'à BEARD (1940 : 641), impropre à rendre compte de l'élimination des larves surnuméraires de *Phasiinae*.

β) *Concurrence pour la place* - Cette hypothèse est formulée par PANTEL (l. c. : 167) en termes assez naïfs : « Toutes les larves présentes se développent normalement, chacune à sa place, jusqu'au moment où la plus avantagée ou la plus précoce entre dans sa période de croissance rapide; mais, dès ce moment celle-ci grossit incomparablement plus vite que les autres, et peut les comprimer contre le tégument ou contre les viscères de l'hôte jusqu'à les étouffer ».

Ainsi que FEDOTOV (1947 : 54) l'a fort bien observé, certaines larves III de *Phasiinae*, énormes par rapport à l'hôte, occupent la totalité de son abdomen. Elles s'y trouvent « comprimées », sans, pour autant, périr « étouffées »; de plus, le thorax de l'hôte offre encore de la place pour d'éventuelles larves I ou II (v. divers exemples dans les Tabl. O et P). Au reste, une larve qui en « comprime » une autre risque surtout de périr des traumatismes que celle-ci peut lui infliger et l'hypothèse est contredite par le nombre des larves éliminées ou éliminatrices au stade I.

γ) *Secrétions de substances toxiques* - Envisageant la « nature of the elimination of the supernumerary larvae » de *Trichopoda pennipes*, BEARD (1940 : 641) a évoqué une possible « secretion of toxic substances by the host or parasite ». Cependant, ni l'observation, ni l'expérience n'indiquent l'existence de telles substances.

Dans les 5 cas du Tabl. O, une larve s'est développée dans un hôte ayant déjà conduit une larve à maturité. Quatre de ces cas relèvent il est vrai d'une concurrence interspécifique, mais l'expérience, en ce qui concerne des parasites d'une seule espèce, a été effectuée par BEARD (1940 : 641) sur *Trichopoda pennipes*. « Parasite flies were allowed to oviposit on a series of bugs [*Anasa tristis*]. Five days later these same bugs were again subjected to parasitism. Three days after this the first parasite larvae, then in the second instar, were surgically removed. The timing was such that the second parasites hatched and entered the body cavity of the host within a few hours after the removal of the first ones. In all successful cases (nine in number) the second parasites underwent normal development, being in no way affected by the earlier presence of another maggot. »

Au reste, la plupart des caractéristiques du parasitisme simultané s'opposent à une interprétation humorale ou immunologique : l'élimination

(1) L'hypothèse d'une compétition respiratoire serait justiciable des mêmes arguments.

TABLEAU T
HÔTES RENFERMANT PLUSIEURS LARVES
DE LA MÊME ESPÈCE DONT 1 VIVANTE

| Nos | HÔTES (imagos) | PARASITES | STADE DE LA LARVE VIVANTE | | STADES ET NOMBRES DES LARVES MORTES | | |
|--------|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----|---|----|-----|
| | | | II | III | I | II | III |
| P 764 | <i>Lygaeus pandurus</i> | <i>Hetomyia lateralis</i> | | + | 1 | | 1 |
| P 1883 | <i>Palomena prasina</i> | <i>Allophora hemiptera</i> | + | | 6 | | |
| P 1867 | <i>Eurygaster austriaca</i> | <i>Chryseria heltuo</i> | | + | 1 | 1 | |
| P 81 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | | + | 3 | | |
| P 575 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | 2 | | |
| P 591 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | 2 | | |
| P 819 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | | 3 | |
| P 850 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | 1 | 2 | |
| P 908 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | | 3 | |
| P 921 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | 2 | 1 | |
| P 1166 | <i>Aelia acuminata</i> | <i>Cystogaster globosa</i> | + | | 1 | 1 | |
| P 1452 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | | + | 2 | 1 | |
| P 1496 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | + | | 2 | | |
| P 1570 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | + | | 3 | | |
| P 2235 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | + | | 2 | 1 | |
| P 2303 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | + | | 2 | 4 | |
| P 2382 | <i>Dolycoris baecarum</i> | <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | | + | 2 | | |
| P 2336 | <i>Carpocoris pudicus</i> | <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | + | | 2 | | |

des larves surnuméraires n'est pas totale, elle ne dépend ni de l'espèce, ni du stade et pas davantage de la spécificité pour l'hôte ou de la priorité d'installation; elle ne revêt enfin aucun caractère de dominance d'espèce ou de stade.

2° LUTTE DIRECTE ENTRE LES LARVES — La lutte directe entre les larves de Tachinaires parasites simultanées est connue, depuis longtemps, d'après l'observation même (cf. PANTEL 1910 : 164-169 qui donne un historique; KEILIN 1915 : 57-61; THOMPSON 1923 a : 187-189, etc.).

Des observations du même ordre, effectuées sur les *Phasiinae*, conduisent à considérer, les hypothèses précédentes étant écartées, la lutte directe entre larves comme la seule forme efficace de leur concurrence.

Pour BEARD (1940 : 642) « it is common to find the shriveled bodies of excess parasites free in the body cavity of the host, but strangely enough the Integument, instead of giving evidences of violence, appears quite intact ».

J'ignore si BEARD a soigneusement recherché, dans chaque hôte, toutes les larves mortes possibles, quel procédé de préparation il a utilisé et depuis quand les larves qu'il a recueillies étaient mortes. Personnellement, j'ai recherché systématiquement toutes les larves mortes et je les ai toutes montées dans le milieu de Berlese, c'est-à-dire sans nouvelle altération. Je puis ainsi affirmer que la très grande majorité d'entre elles présentaient un tégument en très mauvais état, marqué d'un plus ou moins grand nombre de points et de zones mélaniques variablement étendus que j'interprète comme des cicatrices des traumatismes que les larves en présence ont pu s'infliger.

Conformément à une observation de PANTEL (1910 : 165), ces marques sont, en effet, « des coups de poinçon isolés ou gémés, suivant que la lutte s'est livrée au premier ou au deuxième stade ». Cette observation suffit à prouver l'existence d'une lutte directe entre les larves, puisque, de toute évidence, les traces gémées correspondent à des coups portés par les crochets buccaux symétriques des larves II et III, tandis que les marques isolées résultent de blessures faites par l'apex de l'armature buccale de larves I.

Je suis persuadé, avec KEILIN (1915 : 59) et contre PANTEL (l. c. : 167) que les coups de crochets mandibulaires que donne une larve « et qui blessent sa voisine sont portés au hasard et ne sont jamais prédestinés à la larve qui les reçoit ».

Dans ces conditions, les relations numériques, de position et de volume des larves en présence prennent le pas sur tout autre facteur. Et, en effet, comme on l'a vu ci-dessus, les larves périssent d'autant plus jeunes qu'elles sont plus nombreuses et le stade I, petit et libre, présente l'activité éliminatrice maximale. D'autre part, l'élimination se produisant au hasard, on s'explique qu'elle n'atteigne pas 100 % des cas mais puisse être totale dans un hôte donné, qu'elle soit indifféremment intra- ou interspécifique et ne dépende pas des stades des larves; l'on comprend également qu'il n'y ait pas de dominance régulière d'une espèce sur l'autre ou d'un stade sur l'autre et que le succès de telle ou telle larve ne soit lié ni à l'ancienneté de son installation dans l'hôte, ni au degré de sa spécificité pour celui-ci.

D — PÉRIAMPIDES PARASITES DE PHASIINAE

TOWNSEND (1913 : 92) a, le premier, rapporté l'élevage de *Perilampus* sp. à partir d'un puparium de *Phasiinae* — vraisemblablement *Acaulona peruviana* — provenant d'un Hétéroptère, en l'occurrence, *Dysdercus ruficollis* (L.); à son avis, la *Phasiinae* aurait été infesté à l'état de larve dans l'hôte.

Une observation similaire a peut-être été effectuée en Région Paléarctique: MORRIS (1929 b : 150) a constaté, à Chypre, que *Gymnosoma rotundata* s. l. est « attacked by parasites after it has left the *Dolycoris* and while it is in the pupal stage ».

BERRY (1951 : 341) a confirmé l'observation de TOWNSEND en signalant que les puparia de deux Phasiinae de *Dysdercus*, *Acaulona peruviana* et *Hyalomyia chilensis* Macquart, sont « attacked by a secondary parasite, *Perilampus* sp., which issues much later than the flies and may remain in the puparium 40 days or longer ».

MENDES (1959 : 578) a, depuis, mentionné le parasitisme de *Perilampus* n. sp. chez quatre espèces de Phasiinae néotropicaux, eux-mêmes parasites de Pyrrhocoridae (*Dysdercus*) et de Largidae (*Euryophthalmus*).

Je n'ai jamais eu l'occasion d'observer de tels cas d'hyperparasitisme; je crois cependant que l'interprétation de TOWNSEND (infestation des larves de Phasiinae dans l'hôte) est correcte.



FIG. 73. — Planidium (= larve I) de *Perilampus* sp. observé dans une larve I d'*Ectophasia rostrata* parasite expérimental de *Ceresa bubalus* (le planidium étant en préparation dans l'hôte, divers détails de la capsule céphalique et de la spinulation n'ont pu être figurés que schématiquement).

D'une part, elle correspond parfaitement à ce que l'on sait des Perilampides hyperparasites de Lépidoptères (SMITH 1912 : 42, BERGOLD & RIPPER 1937 : 406) ou d'Orthoptères (SMITH 1958 : 256). D'autre part, j'ai pu obtenir, incidemment, dans une expérience, l'infestation d'une larve I d'*Ectophasia rostrata* par un planidium de Perilampide, soit le fait même que suppose l'interprétation de TOWNSEND.

Ce planidium (1) (fig. 73) était absolument typique, c'est à dire en tous points conforme aux descriptions et figures de planidia données par SMITH (1912 : 39-41, fig. 24-25; 1917 : 68, fig. 4), FORD (1922 : 201, fig. 1), PARKER (1924 : 272-279, fig. 56, 59, 71, 81, 82, 84, 90, 132) et BERGOLD & RIPPER (1937 : 401-402, fig. 7-8) pour les Périlampides hyperparasites, par CLANCY (1946 b : 443, fig. 21 c), PRINCIPI (1947 : 163-165, fig. xv) et LARIVIÈRE & ABONNENC (1958, fig. 1-2) pour les Périlampides parasites primaires.

J'ai trouvé ce planidium, à Richelieu, le 10 septembre 1959, dans la partie postérieure d'une larve I d'*Ectophasia rostrata*; cette larve vivait depuis environ 2 jours dans l'abdomen d'une ♀ de *Ceresa bubalus* (récoltée sur la luzerne le 6 septembre), Homoptère sur lequel j'avais déposé le 7 septembre l'œuf embryonné du Phasiinae.

Je n'ai jamais observé d'autre cas chez aucun des nombreux *Ceresa* disséqués à Richelieu.

(1) Le terme planidium est dû à William Morton WHEELER (in SMITH 1912 : 36); conformément à la désignation de CLAUSEN (1940 : 18) le type des planidia est précisément celui des *Perilampus*.

Il n'est donc pas sûr que *C. bubalus* représente, pour le Périlampide, un hôte primaire normal. Au demeurant, des infestations d'hôtes accidentels sont parfaitement plausibles, les Périlampides pondant sur les feuilles (SMITH 1917 : 66; SMITH 1958 : 256) et leurs planidia pénétrant par effraction dans l'hôte primaire (BERGOLD & RIPPER l. c. : 405, SMITH 1958 : 256).

La larve d'*Ectophasia* pourrait, par contre, représenter un hôte définitif convenable.

L'on sait, en effet, que les Périlampides hyperparasites ne témoignent pas d'une haute spécificité vis-à-vis de leurs hôtes secondaires (SMITH 1912 : 42-45, BERGOLD & RIPPER l. c. : 406). Conformément à une règle commune à nombre d'hyperparasites (cf. THOMPSON 1915 a : 326, n. 1), ils s'accoutument parfaitement des larves des entomophages (Hyménoptères et Taehinaires) les plus divers.

C'est bien pourquoi j'estime que mon observation confirme la possibilité, envisagée par TOWNSEND, d'une infestation périlampidienne des PHASIINAE dans l'hôte.

L'on ignore comment les Périlampides évoluent, du planidium à l'imago, chez leurs hôtes Phasiinae. A en juger par leur développement chez d'autres Taehinaires (SMITH 1912 : 43, BERGOLD & RIPPER l. c. : 406, 408, SMITH 1958 : 256), le planidium demeurerait dans la larve de Taehinaire jusqu'à ce que celle-ci abandonne l'hôte primaire. Après la formation du puparium, le Périlampide, toujours au stade planidium, sortirait de la puppe (*s. str.*) du Diptère; il poursuivrait alors son développement en ectoparasite jusqu'à sa propre nymphose, à l'intérieur du puparium de l'hôte, qu'il n'abandonnerait qu'au moment de l'émergence imaginale.

Ceci explique vraisemblablement que BERRY (l. c.) ait observé l'émergence imaginale des Périlampides plus tardivement que celle des Phasiinae témoins.

RÉSUMÉ

Avec le chapitre qui précède, j'ai voulu donner un premier aperçu d'ensemble sur les ennemis naturels (prédateurs, concurrents et hyperparasites) des Phasiinae.

La liste des prédateurs d'imagos actuellement connus (Arachnides, Hétero- roptères, Asilides, Sphérides) est dressée pour la première fois à partir de multiples sources non diptérologiques; je la complète par quelques observations nouvelles et j'attire l'attention sur l'intérêt de recherches plus complètes.

Les concurrents divers des Phasiinae (Flagellés, Nématodes, Braconides) sont étudiés sommairement, car, jusqu'à présent, ils n'ont été trouvés qu'assez rarement en concurrence effective dans l'hôte avec les larves de ces mouches.

Les ennemis naturels les plus importants des Phasiinae demeurent assurément les Phasiinae eux-mêmes, les larves de nombreuses espèces pouvant se trouver très fréquemment en concurrence intra- ou interspécifique dans un même hôte. De tels cas de parasitisme simultané affectent le quart des larves dans l'hôte. Leur origine est à rechercher dans la prédisposition de certains hôtes à l'infestation (parasitisme simultané homospécifique) et dans la spécificité convergente (i. e. vis-à-vis d'hôtes identiques) de plusieurs espèces de Phasiinae (parasitisme simultané hétérospécifique).

Cette concurrence entre Phasiinae a, le plus souvent, pour conséquence l'élimination de toutes les larves en présence sauf une (84,7 % des cas), mais on observe aussi des éliminations de la totalité des larves (11,6 %) ou

de cas de survies simultanées (3,6 %). Une analyse détaillée de nombreux cas concrets permet de démontrer le caractère purement aléatoire des éliminations, qui ne dépendent, notamment, ni de l'espèce de telle ou telle larve, ni de son âge, ni de sa priorité d'installation dans l'hôte et résultent simplement des coups de crochets buccaux que se portent au hasard les concurrents en présence.

Les *Pénilampides* représentent une catégorie fort intéressante d'ennemis naturels des *Phasiinae*. D'après les observations fragmentaires publiées, et grâce à un cas expérimental personnel, j'admets, après recours aux connaissances acquises sur ces Hyménoptères, que leurs larves infestent (au stade de planidium) la larve de *Phasiinae* dans l'hôte Hétéroptère et poursuivent leur développement dans le puparium de la mouche.

CHAPITRE XII

ÉLÉMENTS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| INTRODUCTION | 384 |
| A - DEGRÉS D'EXTENSION DES WIRTSKREIS | 387 |
| 1 - Les documents utilisables | 387 |
| 2 - Les Wirtskreis des <i>Phasiinae</i> paléarctiques | 388 |
| B - DÉCOUVERTE ET CHOIX DE L'HÔTE | 390 |
| 1 - Découverte de l'hôte dans le biotope | 390 |
| 2 - Choix de l'espèce hôte | 394 |
| 3 - Stade et sexe de l'hôte | 399 |
| C - EXIGENCES XÉNIQUES DES LARVES | 401 |
| 1 - Spécificité larvaire et spécificité imaginale | 401 |
| 2 - Expériences personnelles | 402 |
| RÉSUMÉ | 407 |

INTRODUCTION

Les mots « spécificité parasitaire » traduisent simplement, à mon avis, le fait qu'un parasite donne à *régulièrement* pour hôtes des organismes représentant un nombre *fini* de taxa déterminés. Ces taxa constituent le « Wirtskreis » (1) du parasite considéré.

C'est, bien entendu, ce Wirtskreis qui est caractéristique, *i. e. spécifique*, des parasites, et non point le simple fait de vivre en parasite. Les entomologistes anglo-saxons et allemands parlent donc, à juste titre, d'*host-specificity* et de *Wirtsspezifität* et si la formule « spécificité parasitaire » n'était pas si classique, il faudrait lui préférer celle de « spécificité xénique ».

Chez les Tachinaires et, plus généralement, chez les Insectes entomophages (parasites et prédateurs), la question des facteurs de la spéci-

(1) Il n'existe pas de mot ou de formule concise susceptible de rendre heureusement cette notion en français; j'ai préféré le mot allemand, court et unique, aux formules anglaises ou russes correspondantes (« host range », HARGREAVES & TAYLOR 1938 : 28; « kroug khoziaev », VIKTOROV 1960 : 108).

ficité vis-à-vis de l'hôte ou de la proie est loin d'être éclaircie. Plusieurs revues excellentes (SALT 1938, MONTEITH 1955, DETHIER 1957, PSCHORN-WALSCHER 1957, BILJOTTI 1958 *b*, HERTING 1960 : 30 et 261, LANGE 1960) témoignent que les recherches en ce domaine n'en sont encore, le plus souvent, qu'à la phase descriptive.

Au surplus, la question de la spécificité parasitaire est liée à tous les aspects de la biologie des parasites et se présente donc différemment dans chaque groupe. Il semble, dès lors, plus indiqué de réunir des informations précises sur un groupe donné que d'envisager immédiatement une construction théorique.

Pour ces raisons, j'aborderai ici l'étude de la spécificité parasitaire des *Phasiinae* de manière toute préliminaire.

Les informations que j'ai rassemblées depuis quinze ans m'ont montré qu'il existe, à côté de *Phasiinae* véritablement polyphages, des oligophages authentiques. Elles m'ont persuadé, en outre, que l'on ne peut, à l'heure actuelle, envisager également tous les facteurs de la spécificité parasitaire de ces mouches, trop d'éléments faisant encore défaut.

J'ai donc choisi d'étudier l'étendue des Wirtskreis des *Phasiinae* les mieux connus et l'incidence des faits les mieux établis de la biologie de ces Tachinaires sur leur spécificité parasitaire.

La question de l'étendue des Wirtskreis des *Phasiinae* n'ayant été examinée, par VIKTOROV & KOZHARINA (1961), qu'à l'aide d'informations limitées quant au nombre des hôtes et des parasites (¹), il m'a paru utile de la reprendre dans la Sect. A.

Les aspects de la biologie des Tachinaires qui ont une incidence sur la spécificité parasitaire de ces mouches constituent – selon la formule de BILJOTTI (1958 *b*) – autant d'éléments de cette spécificité. Dans le cas des *Phasiinae*, où ils n'ont encore été abordés par aucun auteur, ils sont certainement nombreux, mais je n'étudierai ici que certains d'entre eux.

Je ne traiterai ni des fluctuations de la position des œufs sur l'hôte (dont l'incidence sur la spécificité parasitaire serait notable, v. Chap. VIII, Sect. A), ni des réactions de défense de l'hôte (dont l'incidence semble faible, v. Chap. X, Sect. A).

Je ne reviendrai pas davantage sur la concurrence interspécifique. De nombreuses espèces de *Phasiinae* présentant des Wirtskreis en partie superposables (cf. Chap. IV), cette concurrence, qui s'exprime par le parasitisme simultané, est certes inéluctable. Cependant il n'en résulte qu'une élimination de larves purement aléatoire (cf. Chap. XI), de sorte que l'effet sélectif de cette concurrence ne peut représenter un facteur d'évolution de la spécificité parasitaire.

En définitive, je n'étudierai que les éléments essentiels de la spécificité parasitaire, ceux que SALT (1938 : 241) qualifie d'une part de « host-finding » et « host-selection » (comportements de découverte et facultés de choix de l'hôte, v. Sect. B) et d'autre part de « host-suitability » (exigences xéniques des larves, v. Sect. C).

(¹) Le schéma de ces auteurs (*l.c.* : 54), qui isole des complexes de parasites propres à tel ou tel hôte (*Eurymedea*, *Stollia*), est des plus incomplets : les multiples parasites de *Graphosoma* sont négligés, les hôtes du genre *Aelia* ne sont pas cités, plusieurs parasites importants (p. ex. *Neocyptera auriceps*) sont méconnus, les Wirtskreis des diverses *Gymnosoma* ne sont pas individualisés, etc....

Il eut certes été souhaitable d'envisager la question en ce qui concerne l'origine et l'évolution de la spécificité parasitaire.

En fait, les possibilités d'analyse semblent d'autant meilleures que l'on considère un groupe plus petit et génétiquement homogène. Au niveau des espèces, l'on peut mettre en évidence des comportements imaginaires, des exigences larvaires, etc... qui autorisent certaines hypothèses. Par contre, il paraît encore bien difficile de rendre compte de la spécificité parasitaire à l'échelle de la sous-famille (cimicophilie).

Ceci n'a rien d'inattendu. Dans le premier cas, l'étude d'unités fonctionnelles actuelles permet de suivre dans chacune d'elles le déroulement et les incidences mutuelles des faits. Dans le second cas, l'ensemble taxinomique examiné ne renferme plus que ceux de ses composants qui sont venus jusqu'à nous, et ceux-ci ne présentent pas entre eux de rapports fonctionnels actuels.

Il existe certainement une relation historique entre la dynamique des faits dans les espèces et leur traduction statique à l'échelon de la sous-famille. La mise en évidence de cette relation suppose toutefois une reconstitution probable du passé (large enquête statistique pour déterminer les modalités les plus généralisées de la spécificité parasitaire) à l'aide des faits actuels (déterminisme et variantes de la spécificité parasitaire chez des espèces témoignant, à cet égard, de possibilités aussi diverses que possible). Ces derniers n'étant pas encore établis, il serait vain de vouloir discuter la spécificité parasitaire globale des Phasiinae.

Telle n'était pas mon attitude il y a une douzaine d'années (Contr. V : 139, VII : 239). J'ai alors admis que toutes les espèces de Phasiinae représentaient des polyphages potentiels et que les restrictions de leurs Wirtskreis résultaient essentiellement de l'action limitante des facteurs spatio-temporels.

Ces vues passablement théoriques ont été exprimées dans les deux essais cités concernant les seuls Phasiinae et étendues, dans un troisième (Dupuis 1951 a), à l'ensemble des insectes entomophages. En vérité, ainsi que je l'ai déjà souligné (cf. Dupuis 1956 : 29), ces trois essais étaient prématurés.

Tombant, comme tous mes prédécesseurs, dans les erreurs classiques colportées par les auteurs, j'ai retenu la non-cimicophilie de certaines espèces, et, n'ayant pas pu déterminer correctement les œufs de Phasiinae que j'observais sur les hôtes (1), j'ai admis la polyphagie potentielle des autres.

N'ayant pas examiné la vaste distribution géographique des Phasiinae, ignorant encore leurs larges possibilités écologiques et leurs capacités d'ajustement aux cycles phénologiques des hôtes, j'ai formulé l'hypothèse d'une relation causale entre leur spécificité parasitaire et les conditions de leur coïncidence spatio-temporelle avec leurs hôtes.

Je persiste à penser que l'étude de ces conditions permettrait de répondre à la question : comment le Wirtskreis d'une espèce donnée de PHASIINAE varie-t-il selon les circonstances ? En d'autres termes, l'analyse des conditions de coïncidence pourrait expliquer, en chaque lieu et temps donnés, la proportion en espèces (pour les polyphages), stades, sexes et état physiologique des hôtes d'un Phasiinae donné. Dans le cas fort semblable des proies des Sphégides, BRISTOWE (1948 : 18-20) a présenté une opinion comparable.

Par contre, l'étude des conditions de coïncidence dans la nature ne permet pas de répondre à la question inverse : comment, dans des circonstances données, le Wirtskreis des PHASIINAE varie-t-il selon les espèces ? En effet, la coïncidence de chaque espèce de Phasiinae avec ses hôtes est toujours réalisée (cf. Chap. V) ; il est, en outre, à peu près impossible de comparer deux espèces différentes dans des circonstances naturelles strictement semblables (même station, même moment de leur cycle biologique, etc...) (cf. Chap. V, Sect. E et Sect. 112 infra).

(1) J'ignorais à l'époque l'existence de *Clytophasia dalmatica* et ne savais distinguer ni les deux *Ectophasia*, ni les sept *Gymnosoma*.

Pour avoir tenté de répondre à la seconde question à l'aide d'observations concernant, en fait, la première, j'ai été conduit à une généralisation que VIKTOROV (1960 : 111) et VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 58) ont tenue, à bon droit, pour hâtive et injustifiée.

Cependant, si une interprétation « écologique » ne rend pas compte de tous les faits, une généralisation « éthologique », fondée sur les seuls oligophages (intervention prépondérante des capacités de choix de l'hôte) serait tout aussi injustifiée. C'est ce que l'on verra ci-après.

A — DEGRÉS D'EXTENSION DES WIRTSKREIS

1. — LES DOCUMENTS UTILISABLES

La connaissance des Wirtskreis des Tachinaires suppose une enquête exhaustive et une détermination rigoureuse des hôtes aussi bien que des parasites.

Quant aux *Phasiinae*, les déterminations, par les auteurs, des Hétéroptères hôtes sont, généralement, satisfaisantes, mais celles des parasites laissent beaucoup à désirer. Ainsi, en Europe, les hôtes des deux *Ectophasia* ou des sept *Gymnosoma* sont attribués, selon les cas, à *Ectophasia crassipennis* s.l. ou *Gymnosoma rotundata* s.l. De même aux États-Unis, la valeur taxinomique des « strains » de *Trichopoda pennipes* à Wirtskreis différents reste à établir (1).

Par ailleurs, les enquêtes effectuées n'ont pas eu, jusqu'alors, un caractère suffisamment extensif. Les plus complètes résultent d'élevages occasionnels (МЕНАЛК 1933, 1935, 1938 a, b, 1940); les plus méthodiques ne concernent que quelques Hétéroptères (travaux de l'école soviétique sur *Eurygaster integriceps*, publications de TOWNSEND - 1913, 1936 b, 1937, 1938, 1940 - sur les *Dysdercus* néotropicaux). L'enquête de VIKTOROV & KOZHARINA (1961) est proche, par son esprit, de celle que j'ai moi-même effectuée, mais ces auteurs, sur 9 000 hôtes, ont examiné deux tiers d'*Eurygaster integriceps* et ils ont totalement négligé les *Aelia* et les Hétéroptères autres que les *Pentalomoidea*.

Pour l'ensemble de ces raisons, il ne m'a pas paru possible d'utiliser d'autres données que celles concernant les *Phasiinae* paléarctiques (cf. Chap. IV) qui sont les seuls dont je possède une expérience taxinomique et dont je connais les hôtes d'après une enquête approfondie (cf. Chap. I).

En dépit de cette enquête, les hôtes de 42 *Phasiinae* seulement sur 66 recensés dans l'ouest de la Région Paléarctique sont aujourd'hui connus.

Cette proportion est nettement supérieure à celle mise en évidence par HERTING (1960) pour l'ensemble des Tachinaires du même domaine géographique (403 espèces à hôte connu, sur environ 800 recensées). Cependant, il

(1) Les allusions de CLAUSEN (1956 : 57) à ce sujet se fondent vraisemblablement sur les données de la thèse inédite de GERHARDT (1942 : 58-59). Ces données sont beaucoup plus rudimentaires que ne l'indique leur commentaire — d'ailleurs inexact — par DIETRICK & VAN DEN BOSCH (1957 : 627). GERHARDT a certes constaté que les ♀♀ de *Trichopoda pennipes* de la côte pacifique des USA, placées avec des *Anasa tristis* (*Coreidae*) et des *Eurygaphthinus cinclus* (*Largidae*) en mélange, ne pondent pas sur les premiers de ces hôtes, mais il n'a obtenu qu'un seul et unique œuf sur les seconds, de sorte que son expérience est dénuée de signification. En outre, n'ayant pas disposé de spécimens vivants de *Trichopoda* atlantiques, il n'a pu — contrairement à ce qu'affirment ses commentateurs — tester leur capacité de choix de l'hôte.

faut indéniablement poursuivre l'enquête. Il serait particulièrement souhaitable, en effet, de connaître les hôtes des *Xysta* (genre de position incertaine), des espèces orophiles (*Apostrophus anthophilus*, *Gylindromyia alpestris*), des *Weberia* autres que *incrassata*, de plusieurs *Leucostoma*, etc...

En outre, la valeur des documents relatifs aux 42 espèces considérées est très inégale. De nombreuses espèces n'ont qu'un ou deux hôtes connus et j'ignore si ceci résulte de leur rareté ou d'une étroite spécificité de leurs rapports avec ces hôtes.

Sont dans ce cas : *Ginochira atra*, « *Exogaster carinata* Lw », *Lophosia fasciata*, *Orypterula pusilla*, *Neocyptera auriceps*, *Chaetocyptera bicolor*, *Cylindromyia brevicornis*, *Plesiocyptera rufipes*, *Phunia vittata*, *Weberia incrassata*, *Wahlbergia bicolor*, *Phaniosoma lateritium*, *Leucostoma meridiana*, *L. simplex*, *Eutabidogaster setifacies*, *Clairvillia biguttata*, *Gymnosoma brachypellae* et *Stylogynomyia nilens*.

Ce sont donc les autres espèces, observées avec une suffisante fréquence, qui me serviront d'exemples des degrés divers de la spécificité parasitaire des Phasiinae.

2. — LES WIRTSKREIS DES PHASIINAE PALÉARCTIQUES

Les Phasiinae paléarctiques dont les Wirtskreis sont délimités avec le plus de certitude sont classés ci-après, en fonction de l'étendue de ces Wirtskreis; les données de base correspondantes se trouvent dans le Chap. IV.

a — Phasiinae à Wirtskreis très étendu

Les Phasiinae de cette catégorie s'attaquent à des Héterooptères taxinomiquement fort éloignés, appartenant à plusieurs superfamilles différentes. Ces mouehes, que, dans toute cette étude, j'ai qualifiées de *polyphages*, sont :

— *Hyalomyia pusilla*, parasite de *Lygaeidae* et *Anthocoridae* divers, de *Cydnidae* (*Aethus*) et de *Pentatomidae* (*Stollia*);

— *Allophorella obesa*, parasite de *Miridae* (*Notostira*, *Lygus*), *Lygaeidae* (*Beosus*), *Pentatomidae* (*Zicrona*) et *Rhopalidae* (*Myrmus*);

— *Bramptalophora aurigera*, parasite de *Pentatomidae* (*Palomena*) et de *Goreidae* (*Gonocerus*, *Coreus*);

— *Helomyia lateralis*, parasite de *Pentatomidae* (*Dolycoris*, etc.), *Graphosomatidae* (*Graphosoma*, etc.), *Scutelleridae* (*Eurygaster*), *Goreidae* (*Goreus*), *Alydidae* (*Alydus*) et *Lygaeidae* (*Lygaeus*);

— *Glyptophasia dalmatica*, parasite de *Graphosomatidae* (*Graphosoma*, *Trigonosoma*), *Pentatomidae* (*Carpocoris*, *Rhaphigaster*), *Scutelleridae* (*Eurygaster*) et *Reduviidae* (*Harpactor*);

— *Ectophasia rostrata*, parasite de *Pentatomidae* (*Aelia*, *Eurydema*...), *Graphosomatidae* (*Graphosoma*), *Scutelleridae* (*Eurygaster*), *Acanthosomatidae* (*Acanthosoma*), *Goreidae* (*Goreus*, *Gonocerus*...) et *Lygaeidae* (*Lygaeus*);

— *Ectophasia rubra*, parasite de *Pentatomidae* (*Dolycoris*, *Carpocoris*, *Aelia*), *Graphosomatidae* (*Graphosoma*), *Scutelleridae* (*Eurygaster*), *Acanthosomatidae* (*Elaasmucha*), *Coreidae* (*Coreus*, *Gonocerus*), *Rhopalidae* (*Corizus*), *Dicranocephalidae* (*Dicranocephalus*), *Alydidae* (*Alydus*, *Campolpus*), *Lygaeidae* (*Lygaeus*) et *Reduviidae* (*Goranus*).

VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 53-54), utilisant, entre autres, mes données antérieures ont souligné l'existence de tels *Phasiinae* polyphages; ils se sont toutefois bornés aux exemples de *Hyalomyia pusilla*, *Helomyia lateralis* et *Ectophasia « crassipennis »* (i. e. *rubra* + *rostrata*).

b - *Phasiinae* à Wirtskreis moyennement étendu

Ces *Phasiinae*, que l'on peut qualifier d'*oligophages*, s'attaquent à des Hétéroptères de genres bien différents, mais appartenant à la même famille ou superfamille. Ce sont :

- *Dionaea forcipata*, parasite de *Coreoidea* (? *Dicranocephalus*, *Enoplops*);
- *Leucostoma analis*, parasite de *Coreoidea* (*Rhopalus*, *Enoplops*, *Syromastus*);
- *Cylindromyia pitipes*, parasite de *Pentatomidae* (*Holcostethus*, *Piezodorus*);
- *Cylindromyia brassicaria*, parasite de *Pentatomidae* (*Dolycoris*, ? *Holcostethus*, *Palomena*);
- *Altophora hemiptera*, parasite de *Pentatomidae* (*Palomena*, *Tropicoris*);
- *Phasia subcoleoprata*, parasite de *Pentatomoidea* (*Eurygaster*, *Dolycoris* *Stagonomus*);
- *Subclytita rotundiventris*, parasite de *Pentatomoidea* (*Acanthosomatidae* et *Piezodorus*);
- *Heliozeta pellucens*, parasite de *Cydnidae* (*Schirus*, *Cydnus*);
- *Gymnosoma clavata*, parasite de *Pentatomoidea* (*Dolycoris*, *Graphosoma*, *Carpocoris*, *Stagonomus*, etc.);
- *Gymnosoma dolycoridis*, parasite de *Pentatomoidea* (*Dolycoris*, *Carpocoris*, *Graphosoma*);
- *Gymnosoma carpocoridis*, parasite de *Pentatomoidea* (*Carpocoris*, *Dolycoris*, *Graphosoma*);
- *Gymnosoma rotundata*, parasite de *Pentatomidae* (*Palomena*, *Piezodorus*, *Pitedia*).

VIKTOROV & KOZHARINA (1961) n'ont guère pu préciser les Wirtskreis des *Phasiinae* oligophages, en raison, notamment, des difficultés de détermination des *Gymnosoma*.

c - *Phasiinae* à Wirtskreis restreint

Ces *Phasiinae*, pour ainsi dire *monophages*, s'attaquent à des Hétéroptères d'un seul genre ou de genres très apparentés. Ils ne paraissent pas très nombreux (à moins que ne viennent s'y ajouter des espèces dont les hôtes demeurent peu connus, telles que *Stylogymnomyia nilens*); ce sont :

- *Chryseria helluo*, parasite d'*Eurygaster*;
- *Clytiomyia continua*, parasite d'*Eurydema*;
- *Gymnosoma desertorum*, parasite d'*Aelia*;
- *Cystogaster globosa*, parasite des genres très apparentés, *Aelia* et *Neotiglossa*.

VIKTOROV & KOZHARINA (1961 : 58) n'ont étudié que les deux premières de ces espèces et les qualifient de sténophages.

B — DÉCOUVERTE ET CHOIX DE L'HÔTE

1. — DÉCOUVERTE DE L'HÔTE DANS LE BIOTOPE

La coïncidence spatio-temporelle d'un *Phasiinae* avec tel ou tel de ses hôtes, n'est, somme toute, malgré sa généralité (cf. Chap. V, Sect. D), qu'un phénomène assez grossier. Elle ne suffit pas à placer en contact direct une ♀ de mouche et un Hétéroptère, dans un biotope souvent vaste et compartimenté.

La comparaison des localisations des *Phasiinae* et de leurs hôtes dans le biotope suggère, dans bien des cas, ainsi que je le préciserai en *a*, l'existence d'un comportement spécial de découverte de l'hôte (host discovery). Mais la mise en évidence d'un tel fait ne saurait résulter uniquement d'interprétations statistiques. Des observations dans la nature s'imposent. Les auteurs en ont apporté quelques-unes et j'ai pu, de mon côté, en effectuer plusieurs assez suggestives. Il aurait cependant fallu pouvoir les compléter encore pendant quelques années, afin de donner au paragraphe *b* correspondant une portée plus générale.

a — Localisation comparée des Hétéroptères et des *Phasiinae*

Pourvu qu'elle soit suffisamment définie et constante, la localisation de certains Hétéroptères dans leurs biotopes peut renseigner sur les strates ou plantes que fréquentent les *Phasiinae* qui les attaquent.

Nombre d'Hétéroptères ne présentent pas, à cet égard, d'exigences strictes ou à tous moments semblables⁽¹⁾. Ces faits d'eurytopisme ou d'allo-topisme étant mal connus, je ne prendrai en considération que les Hétéroptères qui, d'après mes observations, m'ont paru significativement liés à une strate ou à une plante donnée du biotope.

Selon que cette localisation correspond ou non à la localisation banale des *Phasiinae*, ils se rangent dans les deux catégories ci-après.

1^o HÉTÉROPTÈRES FLORICOLES, DONT LA LOCALISATION DANS LE BIOTOPE CORRESPOND A CELLE DES *Phasiinae* — Les plus strictement floricoles de ces hôtes sont les *Graphosoma*, inféodés aux Umbellifères. Les espèces de ce genre reçoivent quantité d'œufs de divers *Phasiinae* polyphages (*Helomyia lateralis*, *Ectophasia rubra*, *E. rostrata*, *Clytiophasia dalmatica*) et, plus rarement, ceux de certaines *Gymnosoma* oligophages (*clavata*, *dolycoridis*, *carpocoridis*).

⁽¹⁾ Les stades préimaginaux ne fréquentent pas toujours la même strate que les adultes (par exemple *Palomena prasina* vit dans la strate herbacée jusqu'au stade V et ne devient arboricole qu'au stade Imago); à l'époque de la copulation, les espèces fouisseuses quittent souvent le sol pour les plantes basses (par exemple, *Sehirus bicolor*); certaines plantes attirent parfois des petites foules monospécifiques d'Hétéroptères qui leur sont normalement étrangers (par exemple, j'ai observé sur *Heracleum sphondylium* des petits rassemblements de divers Coréïdes, *Enoplops scapha*, *Mesocerus marginalis*, *Gonocerus aculeangulatus*, etc...). A ce sujet, cf. PUTCHKOV 1956.

Les *Lygaeus*, également très floricoles, reçoivent de même les œufs d'*Helomyia* et des *Ectophasia* et sont, en outre, hôtes de divers *Leucostoma*.

Les Rhopalides floricoles (*Stictopleurus*, *Rhopalus*, *Liorhyssus hyalinus* et *Corizus hyoscyami*) sont couramment les hôtes de divers *Leucostomatina*.

Il paraît légitime d'admettre que les mouches en question puissent attaquer ces hôtes sur les fleurs qu'elles-mêmes fréquentent pour leur alimentation. Il ne faudrait pas, cependant, en conclure qu'elles diffèrent radicalement, par là, des *Phasiinae* effectuant une démarche définie de recherche de l'hôte dans le biotope. En effet, les *Ectophasia* aussi bien qu'*Helomyia lateralis* et *Clytiophasia dalmatica* attaquent en proportions importantes nombre d'hôtes peu floricoles (*Eurygaster* de diverses espèces, par exemple). Leurs pontes sur *Graphosoma* résulteraient surtout de leur réactivité élevée aux hôtes les plus divers et du caractère inéluctable de leur rencontre avec les *Graphosoma* sur les Ombelles.

Quant aux *Leucostomatina*, la possibilité de rencontrer l'hôte sur les fleurs s'accompagne néanmoins du comportement particulier rapporté en *b* ci-après.

L'on remarquera encore que *Trichopoda pennipes*, tel que l'a observé DRAKE (1920, v. *b* infra), se trouve vis-à-vis de *Nezara viridula* dans le même cas que les *Phasiinae* polyphages d'Europe vis-à-vis des *Graphosoma*, mais fait preuve envers d'autres hôtes d'un véritable comportement de recherche (cf. BEARD 1940, v. *b* infra).

L'on peut donc présumer que la découverte de l'hôte sans démarche particulière, pour fréquente qu'elle soit lorsqu'il s'agit d'hôtes floricoles, n'exclut nullement chez certains PHASIINAE un véritable comportement de recherche vis-à-vis d'autres Hétéroptères.

2° HÉTÉROPTÈRES DONT LA LOCALISATION DANS LE BIOTOPE DIFFÈRE DE CELLE DES *Phasiinae* — Les Hétéroptères considérés ici fréquentent une strate plus basse ou plus élevée que la strate florale, ou encore des plantes particulières que les *Phasiinae* n'utilisent pas pour la satisfaction de leurs besoins trophiques.

Les Hétéroptères *terricoles* ou *sabulicoles* hébergent des parasites que l'on n'observe pas chez les espèces ayant un mode de vie différent. Ainsi, chez les *Cydnidae*, le genre *Sehirus* assure le développement de *Weberia incrassata* et d'*Heliozeta pellucens*, tandis que *Cydnus aterrimus* est l'hôte de cette dernière et de *Gymnosoma brachypeltae*. De même, chez les *Pentatomidae* fousseurs (*Sciocorini*), le genre *Sciocoris* héberge *Stylogymnomyia nitens* et *Ocyptera pusilla*, tandis que *Menaccarus arenicola* a pour parasite *Wahlbergia bicolor*.

Les Pentatomides *graminicoles*, *Aelia* et *Neotiglossa*, ont, de même, quelques parasites particuliers : *Cystogaster globosa* et *Gymnosoma deservitorum*.

Les punaises *arboricoles* sont attaquées par des *Phasiinae* dont tous les hôtes fréquentent les arbres et arbustes, notamment par *Chaetocoptera bicolor* (parasite de *Rhaphigaster nebulosa*), par *Allophora hemiptera* (parasite de *Tropicoris rufipes* et *Palomena prasina*), par *Brumptallophora aurigera* (parasite de *Palomena*, *Rhaphigaster*, *Gonocerus juniperi* et *G. acuteargulatus*) et par *Subclytia rotundiventris* (parasite des *Acanthosomatidae* et de *Piezodorus lituratus*).

Les Héteroptères non floricoles inféodés à une plante particulière, ou simplement préférants de celle-ci, se trouveraient dans des cas comparables. Par exemple, les *Eurydema* étroitement associées aux Crucifères, hébergent *Clytiomyia continua* qui ne semble pas avoir d'autres hôtes.

Tous les Héteroptères cités ne courent, en dehors de leur stricte localisation, que des risques minimes d'attaque par les Phasiinae. Ces risques ne suffisant pas à rendre compte des taux, souvent élevés, du parasitisme chez ces hôtes, l'on est en droit de présumer que certains PHASIINAE peuvent déroger à leurs floricoles et héliophilie normales dans une mesure correspondant à la plus ou moins stricte localisation de leurs hôtes dans le biotope.

b - Observations directes de la découverte de l'hôte

1° OBSERVATIONS DES AUTEURS - L'on trouve dans la bibliographie diverses mentions de captures de Phasiinae dans des conditions bien différentes de leur floricoles habituelle. Par exemple, *Subclytia rotundiventris* a été trouvée sur les feuilles d'*Alnus glutinosa* en septembre (PANDELLÉ 1894 : 96), *Chaetocoptera bicolor* a été notée parmi les « junipericole and juniperophile Arten » (KOLOSARY 1933 : 54), *Stylogymnomyia nitens* a plusieurs fois été prise dans les herbes au fauchoir (PRITSCH 1875 : 57; RINGDAHL 1957 : 121; CLARK 1958 : 100). En général, ces captures n'ont donné lieu à aucune interprétation particulière, mais d'autres fois elles ont été considérées comme dénotant un comportement de recherche de l'hôte (*Cylindromyia*, cf. STACKELBERG 1953 : 303).

En fait, seules les observations suivantes sont suffisamment complètes pour donner une idée des conditions de la découverte de l'hôte.

DRAKE (1920 : 80, 87-88, 92 et fig. 36) souligne que 10 à 80 % des *Nezara viridula* prises sur *Crotalaria urasamoensis* portent des œufs de *Trichopoda pennipes* « honey loving insect and a constant visitor to [these] flowers ».

ALLEN (1929 : 682) indique que des adultes de *Trichopoda pennipes* « have been observed in abundance about summer squashes heavily infested with squash-bugs [*Anasa tristis*], during the late afternoon, but were not active in the same locations during the intense light and heat of midday ».

Le même auteur (l.c. : 684) rapporte le cas de « *Leucostoma acuminata* » « making attacks on *Corizus hyalinus* (Fabr.) heavily infesting a garden weed, *Euphorbia nutans*. *L. acuminata* was subsequently reared from this host ».

HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 25) signalent que, chez *Bogosiella fasciata* (F.) « the adults of both sexes are frequently to be seen flying slowly around the host-plant of *Dysdercus* ».

TISCHLER (1938 : 353) observe que *Gymnosoma rotundata* « Im August war mehrfach auf einem Kartoffelfeld zu beobachten, auf das die älteren Stadien der grünen Stinkwanze [*Palomena prasina*] nach der Roggenernte abgewandert waren. Die Fliegen flogen in der Sonne umher oder liessen sich auf die Blätter nieder. *Palomena*-Larven mit aufgeklebten Eiern dieser Taehine waren dort verhältnismässig häufig zu finden ».

BEARD (1940 : 635-636) décrit comme suit le comportement de *Tr. pennipes* : « On any clear day, from June through September, these conspicuous flies may be seen hovering about squash plants in the field. Casual observation indicates that the males predominate in numbers. The reason for this is due not to an abnormal sex ratio, but to the fact that the females are actively seeking out the host insects and so are to be found amongst the foliage rather than flying at random above the plants, as do the males. The female parasites methodically fly around the bases of the plants, occasionally coming to rest on a leaf, stem, or on the ground. Although no study adequate for statistical treatment was made relative to the position of the bug and its chance of being

parasitized, bugs tied to various regions of the stem and both leaf surfaces were attacked. Even the propensity of the bugs to congregate under leaves which lie in direct contact with the ground does not insure against parasitism, for flies have been observed actually to crawl under such a leaf, there to parasitize the host. Parasites have even oviposited on bugs being held in the hand of the writer ».

Mme MONKO (1957 : 363) rapportant la capture d'une ♀ d'*Eviobrissa obscuripennis* indique : « Samica zlowiona byla w czasie atakowania pluskwiaka *Arma custos* (Fabr.) » (i.e. : « la femelle fut récoltée alors qu'elle attaquait la punaise *Arma custos* »). Mme MONKO m'a précisé (in litt. 14.III.1958) que « la ♀ fut récoltée par J. KANCZEWSKI dans une jeune chênaie sur les feuilles de laquelle apparaissaient en masse exclusivement des Pentatomides *Arma custos*. Des Diptères appartenant au genre *Eviobrissa obscuripennis* apparaissaient le même jour dans un nombre considérable, et ladite femelle survolait les Hétéroptères et s'asseyait plusieurs fois sur la feuille où celui-ci se trouvait ».

2^o OBSERVATIONS PERSONNELLES - Indépendamment de captures de *Phastinae* plus ou moins près du sol ou sur des feuilles d'arbres, je crois pouvoir parler d'un comportement de découverte de l'hôte dans les cas personnels suivants :

Cas 1 et 2 - Richelieu, S^{nos} XXII (friche à *Senecio jacobaea* et *Achillea millefolium* sur coupe de peupliers), 9.IX.1953, fin de matinée - Une ♀ de *Leucostoma meridiana* se laisse tomber d'une haute tige de *Senecio* sur un stade V de *Stictopterus* sp. (*Rhopalidae*) dans les basses herbes, au pied de la plante; elle s'agitte quelques secondes sur la punaise, y promenant de droite et de gauche son abdomen, sans résultat apparent; j'ai capturé la mouche au moment où elle abandonnait la punaise, mais n'ai pu retrouver celle-ci. - Une seconde ♀ de *L. meridiana* monte et descend au vol le long d'une tige de *Senecio* (ce qui n'est nullement dans les habitudes locomotrices de ces mouches) sur laquelle je la capture dès qu'elle se pose.

Ces deux observations sont intéressantes, car les *Rhopalidae* fréquentent régulièrement les *Senecio* (cf. DUPUIS 1953a).

Cas 3 - Gare de Thomery (S. & M.), végétation adventive et rudérale, 26.VII.1959, 13 h 42 - Une ♀ de *Gymnosoma* (non capturée; probablement *rotundata*, seule présente ce jour dans la station; sexe déterminé en toute certitude vu le dimorphisme) à l'ombre, monte et descend au vol autour de tiges d'orties (telle la *Leucostoma* du cas 2 autour des tiges de *Senecio*) passant par un vol bas d'une tige à la voisine.

Les hôtes de *G. rotundata* étant couramment, en juillet, les stades jeunes de *Palomena prasina* (1) qui fréquentent souvent les orties, ce comportement n'en est que plus notable.

Cas 4 à 9 - Richelieu, S^{nos} XXIV (parcelle boisée coupée durant l'hiver 1958-59; labourée par bandes de 2 m en 1959; envahie, dans les bandes labourées, de *Verbascum Thapsus* sur lesquels s'observent, en abondance, des *Dolycoris baccarum* et *Piezodorus lituratus* adultes). - 9.IX.1960, 15 h 10; 1 ♀! de *Gymnosoma* (du groupe *coloratae*) vole méthodiquement autour des hampes sommitales d'un grand *Verbascum* - 9.IX.1960, 15 h 52; 1 ♀! identique explore ces mêmes hampes de haut en bas - 11.IX.1960, 15 h 57; 1 ♀! identique

(1) Les prétendus œufs de « *Phasia crassipennis* » sur *P. prasina* cités précédemment (Contr. VII : 231-232) sont en fait ceux de *G. rotundata*. Les *Palomena* parasitées furent trouvées à l'ombre, à quelques mètres ou décamètres des fleurs héliophiles les plus proches, propres aux *Gymnosoma*. La nécessité pour celles-ci de modifier momentanément leurs habitudes est flagrante.

remonte méthodiquement au vol autour d'une hampe d'une *Verbascum* de 1,90 m et, arrivée au sommet, s'éloigne — 14.IX.1960, 15 h 50; 1 ♀ identique remonte au vol le long de plusieurs hampes terminales d'un même *Verbascum* et, posée sur l'une d'elles, effectue une petite marche, passant à quelques cm d'un *Dolycoris* qui se trouvait de l'autre côté de la hampe — 23.IX.1960, 16 h 30; 1 ♂ identique explore un *Verbascum* — 23.IX.1960, 16 h 47; 1 ♀ de *Gymnosoma carporoidis* explore au vol, mais avec des poses, les hampes sommitales d'un *Verbascum* de 1,50 m.

Ce comportement est extrêmement intéressant, car les Pentatomides que l'on trouve sur les *Verbascum* (*Dolycoris baccarum*, *Carpocoris pudicus*, *Holcostethus vernalis*, *Piezodorus lituratus*) sont tous hôtes de *Gymnosoma dolycoridis* et *carporoidis* dont les deux sexes fréquentent ces mêmes plantes (cf. Chap. VI, Sect. C).

Outre ces 9 cas, particulièrement typiques du fait de la présence de l'hôte ou de sa plante nourricière, j'ai observé une douzaine de fois, à Richelieu, des *Gymnosoma* et *Cylindromyia* (*Cylindromyia brassicaria*, *C. pilipes*, *Chaetocryptera bicolor*) effectuant l'exploration de végétaux bas (graminées, orties, bases de *Verbascum*...) par petits zigzags rapides d'une vingtaine de centimètres.

Conformément aux présomptions du paragraphe a, toutes ces observations et celles des auteurs indiquent deux possibilités extrêmes de découverte de l'hôte par les Phasiinae :

1° rencontre fortuite de l'hôte sur les fleurs mêmes que les mouches fréquentent d'ordinaire (observation de DRAKE, cas de *Leucostoma*);

2° comportement exploratoire dérogeant aux habitudes locomotrices banales des mouches (cf. Chap. V) et s'exerçant, selon les cas, dans une strate, sur des plantes ou dans des conditions d'éclairement que les mouches ne recherchent pas habituellement.

Les comportements de recherches ayant été beaucoup trop méconnus jusqu'alors, l'on ignore s'ils sont plus ou moins obligatoires et caractéristiques pour les diverses espèces (1) et dans quelle mesure ils pourraient rendre compte de la composition de leurs Wirtskreis.

2. — CHOIX DE L'ESPÈCE-HÔTE

a - Les faits d'observation et leur interprétation

Les relevés parasitologiques dans la nature suggèrent que, dans des conditions identiques de coïncidence et de recherche de l'hôte, les Hétéroptères présents ne sont pas également attaqués, le phénomène s'exprimant soit par tout ou rien, soit par des pourcentages d'infestation significativement différents.

(1) Chez *Gymnosoma dolycoridis* et *G. carporoidis*, dont les ♂♂ explorent les *Verbascum* à la manière des ♀♀ (cf. Chap. VI), le comportement exploratoire est commun aux deux sexes. Ailleurs, il serait propre aux ♀♀ qui, dans nombre d'espèces, m'ont semblé jusqu'à deux fois moins nombreuses sur les fleurs que les ♂♂ tandis que la *sex-ratio* est normalement de 1 sur les plantes de repos. N'ayant pu récolter suffisamment d'individus d'une espèce dans une seule station en un temps assez court, je ne puis présenter ici de données significatives et, dans une circonstance analogue, BEARD (1940 : 635) s'est heurté à la même difficulté.

Ainsi, dans la strate où il parasite les *Aelia* et *Neotiglossa*, *Cystogaster globosa* rencontre également, mais sans les attaquer, les stades préimaginaux de *Palomena prasina*. De même, sur les *Verbascum*, les *Dolycoris* portent plus souvent l'œuf de *Gymnosoma dolycoridis* et moins souvent celui de *G. carpocoridis* que les *Carpocoris*.

TAYLOR (1945 : 12 du sep.) donne un exemple comparable : dans les plantations de café de l'Uganda, *Epineura rubens* parasite plus souvent *Antestiopsis faceta* qu'*A. lineaticollis* « despite the fact that *faceta* was always very much scarcer than *lineaticollis* ».

Mais il est aisé de critiquer de tels arguments statistiques, vu les difficultés d'apprécier exactement l'importance des populations d'hôtes et de parasites au moment précis de l'infestation et l'influence des divers facteurs modificateurs des taux de parasitisme (prédateurs, mortalité, déplacements dans le biotope, rythmes nycthémeraux, etc.). Si donc il existe, chez les ♀♀ de *Phasiinae*, une capacité de choisir l'hôte en fonction de son espèce, la démonstration la plus sûre en sera évidemment expérimentale.

b - Résultats expérimentaux des auteurs

Divers auteurs se sont efforcés d'apprécier, par des expériences sommaires, les capacités de choix des ♀♀ de *Phasiinae* vis à vis de l'espèce de l'hôte. La critique de ces expériences apporte d'utiles enseignements méthodologiques.

Dans deux « expériences », dont il n'a pas précisé les conditions, ПАВЛЕТ a obtenu des œufs de *Gymnosoma rotundata* (?) sur le Coléoptère *Cassida viridis* (1910 : 162, 1912 : 188, n. 1) et sur des Punaies du genre *Lygaeus* (1910 : 160), tous hôtes étrangers aux Wirtskreis de toutes les *Gymnosoma*. Ces données, dont j'ai tenu le plus grand compte pour me forger une idée erronée de la spécificité parasitaire des *Phasiinae* (Contr. V : 131), n'ont vraisemblablement qu'une signification limitée, car le fait d'obtenir ou non la ponte d'un *Phasiinae* mis en présence « d'hôtes » d'une seule catégorie ne démontre à peu près rien.

En premier lieu, certains *Phasiinae*, dans les conditions expérimentales, ne pondent même pas sur les hôtes les plus fréquents de leur Wirtskreis, ainsi que je l'ai constaté, par exemple, en ce qui concerne *Eclophasia rostrata* et *E. rubra*.

En second lieu, et inversement, d'autres *Phasiinae* acceptent, dans certaines conditions, de pondre sur des hôtes étrangers à leur Wirtskreis. C'est ainsi que j'ai obtenu, après TISCHLER (1938 : 352), la ponte de *Cystogaster globosa* sur des larves de *Palomena*. Dans mon observation, il s'agissait d'une ♀ privée d'hôte depuis 48 h et qui a déposé un œuf sur une *Palomena* au stade II. Dans l'expérience de TISCHLER, une ♀ de *Cystogaster* a été placée durant 28 jours en présence simultanément de stades I et II d'*Aelia acuminata* et de stades III, IV et ultérieurement V de *Palomena prasina* (le nombre d'aucun de ces hôtes n'est précisé); au 16^e jour, elle avait pondu 4 et 2 œufs sur deux *Palomena* au stade IV et au 23^e jour, 1 œuf sur une *Palomena* au stade V. Tout se passe comme si les larves d'*Aelia* (fort petites par rapport à celles de *Palomena*) n'avaient pas existé; quant à la ponte de 7 œufs en 28 jours, si on la compare à celles que j'ai obtenues sur des hôtes normaux (jusqu'à 33 œufs en 6 jours sur des imagos d'*Aelia acuminata*) elle apparaît tout à fait atypique, comme si les œufs avaient été expulsés un à un après une longue rétention. Dans l'un et l'autre cas, l'on est en droit de suspecter que l'interruption de la ponte, faute d'hôte normal, a abaissé le seuil de sensibilité de la mouche à l'hôte.

Pour éviter de procéder, successivement, avec des hôtes différents à des essais, chacun dénué de signification, quel que soit leur résultat, il conviendra donc de placer les mouches dans les conditions d'un choix entre *divers hôtes offerts simultanément*.

Les expériences de ce type réalisées jusqu'alors sont entachées d'incertitudes diverses. On l'a vu ci-dessus (p. 387 n. 1) en ce qui concerne celles de GERHARDT (1942).

Dans le cas des données de BARTLETT (1943 : 15), le résultat relatif à *Acaulona peruviana* est peu sur, bien que l'auteur déclare : « the flies definitely preferred the smaller species of stainer, *Dysdercus andreae*, to the larger species, *D. sanguinarius*, although some oviposition took place and material was reared from the latter ». Cette affirmation d'ailleurs plausible, est, en effet, invérifiable car l'on ignore si BARTLETT a offert, *simultanément* et en nombres égaux, aux *Acaulona*, des *Dysdercus* d'espèce, sexe et stade comparables; il est probable que non, le seul but recherché étant la multiplication du parasite. L'affirmation semble, de plus, reposer sur des élevages réussis et non sur des dissections; les nombres d'hôtes infestés et d'œufs pondus n'ont donc pas été établis.

Les expériences récentes de VIKTOROV sont plus intéressantes. Étudiant *Chryseria helleo*, cet auteur (1960 a : 109 et tabl. 6) a obtenu, de 18 ♀♀, 399 œufs sur *Eurygaster integriceps*, 31 sur *E. maura* (s.l.!) et 13 sur diverses punaises (*Graphosoma italicum*, *Piezodorus tituratus* et *Holcostethus vernatis*).

Ultérieurement (VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 57 et tabl. 3) il a obtenu d'une *Gymnosoma* indéterminée, 131 œufs, dont 3 sur *Graphosoma italicum*, 72 sur *Dolycoris baccarum*, 20 sur *Carpocoris pudicus* et 35 sur *Piezodorus tituratus*; ces chiffres confrontés à mes propres données (cf. Tabl. U) me portent à croire que la mouche était une *G. ctavala*.

Ces expériences semblent démontrer une nette capacité de choix de l'hôte de la part des ♀♀ testées. En fait, la conviction qu'elles entraînent serait plus assurée si les conditions de l'expérimentation avaient été précisées. Or, à aucun moment, VIKTOROV n'indique les nombres d'hôtes de chaque espèce soumis à chaque mouche. De plus, il est douteux que les divers hôtes aient été offerts simultanément, VIKTOROV déclare (1960 : 109) que, dans les bocaliers d'expérience, les *Chryseria helleo* disposaient « d'individus adultes de diverses punaises, les espèces d'*Eurygaster* étant du nombre ou absentes »; il précise même, ultérieurement (VIKTOROV & KOZHARINA 1961 : 56), que la mouche ignore pratiquement les Hétéroptères autres que les *Eurygaster* « en présence et même en l'absence » de celles-ci.

c — Résultats expérimentaux personnels

Vu le problème à étudier, j'estime que les hôtes utilisés doivent être comparables à l'espèce près, c'est-à-dire de même nombre, stade et, si possible, taille et sexe, et présentés dans des conditions simples, assurant d'égales chances d'attaque. J'utilise donc un récipient petit (couverture de tube Borrel), sans végétation ni substrat et uniformément éclairé. Pour que la mouche ne se trouve à aucun moment en état de besoin susceptible de modifier sa sensibilité, l'un des hôtes appartiendra à son Wirtskreis normal et aura valeur de témoin.

L'étude d'une mouche à Wirtskreis très large n'aura que peu d'intérêt (surtout si l'on se contente, comme O'CONNOR — 1950 : 67 — de constater que sa ponte « is rather indiscriminate »). On s'adressera, de préférence,

à un *Phasiinae* dont le Wirtskreis naturel, suffisamment restreint (d'où résultat significatif) soit bien établi (pour éviter d'employer, faute de le savoir, des hôtes tous normaux de la mouche).

TABLEAU U
EXPÉRIENCES SUR LE CHOIX DE L'HÔTE

| ♀♀ TESTÉES | | CHOIX PROPOSÉS | | NOMBRE D'ŒUFS REÇUS (1) |
|-------------------------------|--------|---|--------|-------------------------|
| Espèces | Nombre | Binôme | Nombre | |
| <i>Gymnosoma rotundata</i> | 2 | <i>Palomena prasina</i> st. III <i>Piezodorus lituratus</i> st. V | 2 | 14 0 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Carpocoris pudicus</i> im. | 6 | 23 7 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Palomena prasina</i> im. | 1 | 4 1 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Piezodorus lituratus</i> im. | 1 | 8 0 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 7 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Carpocoris pudicus</i> im. | 18 | 111 23 |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> | 6 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Piezodorus lituratus</i> im. | 9 | 57 15 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 2 | <i>Carpocoris pudicus</i> im. <i>Dolycoris baccarum</i> im. | 3 | 44 16 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 1 | <i>Carpocoris pudicus</i> st. V <i>Holeostethus vernalis</i> st. V | 1 | 21 0 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Holeostethus vernalis</i> im. | 4 | 23 21 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Palomena prasina</i> im. | 2 | 15 4 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 1 | <i>Dolycoris baccarum</i> im. <i>Piezodorus lituratus</i> im. | 1 | 9 0 |

(1) Le nombre d'œufs reçus par chaque hôte est cité sur la ligne correspondant à son nom.

On choisira une espèce dont la ponte soit facile à tester; les *Phasiinae* qui pondent sur l'hôte de gros œufs, bien évidents, seront préférés à ceux qui introduisent dans l'hôte des œufs uniquement décelables à la dissection ou par l'élevage.

Présentant à une seule mouche à la fois deux hôtes (l'un normal et l'autre pas, ou l'un plus fréquemment normal que l'autre), simultanément et durant le même temps, j'ai obtenu les résultats mentionnés dans le Tabl. U.

Ces résultats indiquent nettement que tous les Hétéroptères ne sont pas équivalents pour les ♀♀ d'un *Phasiinae* donné et que celles-ci sont véritablement capables d'exercer un choix de l'hôte (Wirtswahl, host-selection). En outre, ce choix a toujours été conforme à ce qu'aurait laissé prévoir l'examen de la composition des Wirtskreis dans la nature.

Je n'en déduirai cependant pas que la spécificité parasitaire des *Phasiinae* résulte uniquement de l'exercice de la capacité de choix de l'hôte de leurs ♀♀. Ce serait, tout d'abord, dénier cette capacité aux *Phasiinae* polyphages, et douter de l'unité de la spécificité parasitaire de ces mouches. Or, dans nombre d'espèces oligophages, la capacité de choix s'exprime non point sous forme d'un choix par tout ou rien, mais sous forme de degrés divers de préférence pour les différents hôtes possibles. Il est donc légitime de supposer que, dans les espèces polyphages, le choix entre les hôtes possibles en des circonstances données s'exerce également de la même manière. Au demeurant, la restriction du Wirtskreis est probablement une acquisition facile et rapide puisqu'on observe la polyphagie et la monophagie dans les diverses sous-tribus de *Phasiinae* et parfois chez des espèces très voisines (*Clytiophasia dalmatica* et *Clytiomyia continua*, par exemple).

Conclure à l'intervention exclusive de la capacité de choix de l'hôte serait encore méconnaître que, vis-à-vis de certains hôtes, les différences constatées dans les degrés de préférence peuvent être extrêmement faibles. Tel est le cas, dans mes expériences, de la discrimination de *Dolycoris baccarum* et *Holcostethus vernalis* par *G. carpocoridis* ou, dans celles de BEARD (1940 : 626), de la discrimination d'*Anasa tristis* et *A. armigera* par *Trichopoda pennipes*.

Or, il est manifeste qu'une capacité de discrimination faible ne pourra jouer, dans le choix effectif de certains hôtes, qu'un rôle secondaire si les facteurs spatio-temporels influent profondément sur la disponibilité (availability) relative de ces hôtes.

La proportion relative des espèces hôtes dans le Wirtskreis de tels *Phasiinae* sera donc variable davantage selon ces facteurs mêmes que selon les capacités de choix de l'hôte des mouches. C'est bien ce que les relevés dans la nature m'avaient paru montrer.

De la sorte, il apparaît que mon opinion première, fondée sur la considération des polyphages, et celle de VIKTOROV, basée sur l'étude d'un monophage, ne sont nullement inconciliables. Elles révèlent simplement deux aspects complémentaires d'une même réalité : l'aspect « choix de l'hôte » domine dans la spécificité parasitaire des *Phasiinae* à haut pouvoir de discrimination entre les hôtes, l'aspect « influence des conditions spatio-temporelles » l'emporte chez les *Phasiinae* où ce pouvoir est faible.

Indépendamment du rôle actuel des capacités de choix de l'hôte, il est légitime de s'interroger sur leur nature et leur évolution éventuelle.

La propriété, si peu différenciée soit-elle, de choisir tels ou tels hôtes de préférence à d'autres est probablement un *instinct* propre à chaque espèce de *Phasiinae*. J'entends par là un comportement dont l'analyse exigerait la connaissance descriptive et expérimentale approfondie de la physiologie neuro-sensorielle des *Phasiinae* et des propriétés organoleptiques des Hétéroptères. L'on ignore actuellement tout des uns et des autres.

Quoiqu'il en soit, l'évolution des capacités de choix de l'hôte est parfaitement concevable. Des hôtes différents n'offrent pas toujours à une même espèce d'égalles possibilités de réussite pour le développement des larves.

C'est ce qu'on a vu, au Chap. VIII, en ce qui concerne les échecs au moment de l'éclosion et c'est ce que je montrerai, en C ci-après, quant aux larves dans l'hôte. Il se pourrait donc que le choix de l'hôte donne prise à une sélection s'exerçant en faveur de la descendance des individus du *Phasiinae* qui ont établi celle-ci sur les hôtes les meilleurs.

3. — STADE ET SEXE DE L'HÔTE

De même qu'en ce qui concerne l'espèce des hôtes, les données d'observation suggèrent que, dans des conditions identiques, les différents stades (ontogénétiques ou physiologiques) et les deux sexes des individus d'une espèce d'Hétéroptère ne sont pas également attaqués par les *Phasiinae*.

La bibliographie renferme maintes données de ce genre (v. *infra*). Mais, comme précédemment, l'on peut interpréter les relevés numériques effectués dans la nature à peu près de la manière souhaitée *a priori*.

C'est ainsi que VIKTOROV (1960 a : 107) ayant expérimentalement constaté la capacité de *Chryseria helluo* de choisir l'espèce de son hôte, généralise une telle capacité en l'étendant, sur la base de simples relevés dans la nature, aux sexes et stades de l'hôte. C'est encore la généralisation inverse de celle que j'ai soutenue dans mes essais antérieurs (Contr. V : 132-133, VII : 229-234), mais, cette fois, avec des prémisses de même nature que les miennes !

Un recours s'impose à des expériences qui restent malheureusement à entreprendre car je n'ai, pour ma part, qu'une mince contribution à apporter.

Je ne puis toutefois éluder ces questions, car l'on conçoit que les variantes du choix du stade ou de sexe de l'hôte puissent avoir les mêmes conséquences sélectives que les variantes du choix de l'espèce.

a - Choix du stade de l'hôte

Il existe certains *Phasiinae* — par exemple *Ectophasia rostrata* et *E. rubra* — dont les œufs n'ont jamais été observés, jusqu'à présent du moins, sur des Hétéroptères préimaginaux. Si ce fait correspondait à une incapacité réelle de pondre sur de tels hôtes — ce qui reste à vérifier expérimentalement — il faudrait considérer la polyphagie des *Ectophasia* comme liée à l'impossibilité d'une constante coïncidence phénologique avec les imagos d'une seule espèce d'Hétéroptère.

Mis à part ce cas *sub-judice*, la plupart des *Phasiinae* étudiés peuvent attaquer efficacement des hôtes préimaginaux aussi bien que des punaises adultes (cf. Chap. VII et IX).

Constatant que les larves ne parviennent à maturité que chez les imagos d'Hétéroptères et s'appuyant sur des observations ou des expériences sommaires, plusieurs auteurs (LANGREAVES & TAYLOR 1938 : 24, BEARD 1940 : 659, VIKTOROV 1960 : 107) ont admis que les *Phasiinae* possèdent une faculté de discrimination du stade de l'hôte qui les conduit à pondre de préférence sur l'hôte imago.

En obtenant, de la part d'une ♀ de *Gymnosoma carpocoridis*, lors de deux expériences de choix conduites comme précédemment, 22 œufs sur un stade V d'*Holcostethus vernalis* et pas un seul sur le stade IV offert simul-

tanément, j'ai pu vérifier l'existence de cette capacité de discrimination du stade de l'hôte, capacité que j'avais niée précédemment (Contr. V : 133).

Par contre, certains faits permettent de douter que l'exercice de cette faculté conduise toutes les espèces au choix préférentiel de l'hôte imago. Parmi ces faits, l'on retiendra les suivants : PARKER (in BERRY 1951 : 338) utilise toujours des stades III de *Dysdercus* pour obtenir la ponte d'*Acaulona peruviana*; l'on connaît des cas de populations naturelles de stades V d'un hôte parasités à 50 % (chiffre de POLIVANOVA 1960 : 191, pour *Dolycoris baccarum*); *Gymnosoma rotundata* m'a paru, jusqu'en son comportement exploratoire (v. 1, *supra*), un parasite régulier des stades V de *Palomena prasina*; *Cylindromyia brassicaria* attaque plus souvent ses hôtes *Dolycoris (baccarum et numidicus)* aux stades jeunes qu'au stade imago (comme le prouve la position des exuvies I loin du siphon).

Enfin, il convient de remarquer que les capacités de discrimination du stade de l'hôte ne s'exercent — quelle que soit leur nature intrinsèque — que subordonnées aux capacités de comportement ou, en tout cas, en interférence avec elles. C'est du moins ce qu'indique le comportement de ponte différent de *Gymnosoma carpocoridis* vis à vis des imagos et larves de Pentatomides (cf. Chap. VII).

L'ensemble de ces données permet de penser que les capacités de choix du stade de l'hôte se présentent probablement de manière différente selon les Phasiinae.

Par exemple, une espèce comme *Gymnosoma dolycoridis* dont les œufs sont rarissimes sur les hôtes préimaginaux de la nature, serait strictement préférante d'imagos. Au contraire, *Gymnosoma carpocoridis* et *G. rotundata* n'exprimeraient leurs préférences entre les jeunes (notamment les stades V) et les imagos que par des différences assez peu marquées.

S'il en est bien ainsi, l'on doit s'attendre à observer des Phasiinae pour lesquels le stade des hôtes — comme précédemment leur espèce — dépende surtout des capacités discriminatoires de la mouche, et d'autres pour lesquels ce stade résulte essentiellement des conditions de la coïncidence hôte/parasite, en premier lieu de la phénologie des Hétéroptères.

Pour évaluer les conséquences sélectives de ces différences, l'on se rappellera que l'infestation des Hétéroptères préimaginaux impose aux Phasiinae une vie larvaire plus longue (cf. Chap. IX) et entraîne, chez ceux d'entre eux qui pondent sur l'hôte, un certain déchet d'œufs rejetés avec les exuvies des punaises. L'on notera, par contre, qu'elle peut offrir aux larves des chances supérieures de pénétration dans l'hôte, dans les cas où la ponte sur imagos entraîne un taux élevé d'échecs à l'éclosion (cf. Chap. VIII).

b - Sexe des hôtes parasités

Sur la base de relevés effectués dans la nature, CHITTENDEN (1899 : 26), MILLIKEN & WADLEY (1923 : 31), FEDOTOV (1941 : 135, 1947 : 55) et VIKTOROV (1960 a : 107) ont admis que les femelles de Phasiinae préfèrent les ♀♀ de punaises aux hôtes ♂♂. HARGREAVES & TAYLOR (1938 : 27) ont rapporté des pourcentages qui parlent dans le même sens. Selon FEDOTOV (1947 l. c.), cette préférence « s'explique facilement, étant donné que les ♀♀ constituent pour les parasites un habitat plus favorable que les ♂♂ ».

BEARD (1940 : 665), OTTEN (1943 : 138), RAINEY (1947 : 305, tabl. 1), GALICHET (1956 : 38), KAMENKOVA (1956 : 332, quant à l'hôte *Dolycoris baccarum*) et VIKTOROV lui-même (1960 a, tabl. 9) ont nié cette capacité de discrimination ou donné des exemples de laux de parasitisme sensiblement comparables pour les deux sexes de l'hôte.

OTTEN enfin (1910 : 323) a mentionné un cas où les hôtes ♂♂ sont relativement plus attaqués que les ♀♀, ce qu'il a expliqué judicieusement par la disponibilité différente des deux sexes selon les dates considérées.

Très influencé, au début de mes recherches, par les données de FEDOROV, j'ai tout d'abord admis (Contr. 111 : 225) que les hôtes ♂♂ semblaient moins parasités que les ♀♀. Pour le vérifier, et obtenir des chiffres plus significatifs que « ceux d'un dénombrement qui aurait été effectué à une date déterminée sur une population unique », j'ai même procédé à un relevé des « données d'auteurs différents sur des espèces variées d'hôtes et de parasites en des conditions écologiques et saisonnières assez diverses ». La méthode était valable en soi, encore aurait-il fallu que les données de FEDOROV ne contribuent pas, à elles seules, à plus de la moitié de mon total ! Défalcation faite de celles-ci, j'aurais relevé alors 39 hôtes ♀♀ et 31 hôtes ♂♂, et mieux profité des données de RAINEY (*l. c.*) que je rappelais dès ce moment, ou de celles de OTTEN (1910 *l. c.*) dont je faisais état peu après (Contr. V : 137).

Je ne suis revenu sur cette question que dans ma Contr. VII (p. 229, n. 19), surtout pour donner des exemples des différences de disponibilité des deux sexes chez les Hétéroptères selon les circonstances.

À l'heure actuelle, je suis à peu près convaincu que les ♀♀ de *Phasiinae* n'exercent aucune discrimination marquée du sexe de leurs hôtes ou que, si discrimination il y a, elle est d'importance négligeable en regard des fluctuations considérables que peut subir la *sex-ratio* des Hétéroptères.

Je n'ai pas effectué d'expériences à ce sujet, mais j'ai repris la méthode de ma Contr. 111, si mal employée alors, pour l'appliquer à la totalité de mon matériel personnel. Parmi les hôtes imagos de toutes espèces et de tous lieux et moments dont j'ai noté le sexe, j'ai trouvé 1192 individus de *Phasiinae* (œufs ou larves) en rapport avec des ♂♂ et 1011 individus en rapport avec des ♀♀. En d'autres termes, les *Phasiinae* que j'ai observés en rapport avec l'hôte provenaient de pondeuses ayant indifféremment choisi des hôtes de l'un ou l'autre sexe.

C — EXIGENCES XÉNIQUES DES LARVES

1. — SPÉCIFICITÉ LARVAIRE ET SPÉCIFICITÉ IMAGINALE

Indépendamment du choix de fait exercé par les ♀♀ quant à l'hôte, les larves de *Phasiinae* pourraient posséder des exigences xéniques propres. Des exigences assez rudimentaires leur permettraient de se développer chez d'autres hôtes que ceux mis à leur disposition par les ♀♀; des exigences rigoureuses leur interdiraient, au contraire, de se satisfaire constamment du choix maternel.

Ces possibilités doivent être envisagées à propos de toutes les larves d'Insectes à régime alimentaire imposé par le comportement maternel. RABAUD (1922) et THOMPSON (1923 a: 203) ont, à juste titre, insisté sur ce point.

Quant aux entomophages protéliens — parasites et prédateurs — les exigences particulières aux larves demeurent, presque toujours, inconnues, faute d'expériences appropriées. Les auteurs, en effet, se sont avant tout attachés, et souvent en vain, à soumettre à des ♀♀ pondueuses des proies ou des hôtes étrangers à leurs Wirtskreis; ils ont, en général, délaissé la méthode de *transplantation* sur hôtes expérimentaux d'œufs ou de larves obtenus sur hôtes normaux.

Les expériences les plus probantes ont porté sur les Hyménoptères oophages, dont quantité d'espèces ont été élevées avec succès aux dépens de « unnatural hosts » (cf. SIMMONDS 1944), et sur *Nemeritis canescens* Grav. qui a servi aux intéressantes expériences de SALT (1955, 1956, 1957; cf. Chap. X, Sect. A).

Des expériences de substitution de proies (FABRE 1886 : 307-308, RABAUD 1919 : 60, GRANDI 1930 : 78) ont également montré que les larves des Hyménoptères prédateurs peuvent se développer aux dépens d'insectes différents de ceux fournis par la mère.

Par contre, les rares expériences concernant les Tachinaires ont prouvé qu'en général, les exigences xéniques des larves de ces Diptères étaient au moins aussi strictes que celles des ♀♀ (1).

HOWARD & FISKE (1911 : 139-140), COUTURIER (1938 : 203-205), MESNIL & D'AGUILAR (1945 : 32), BILIOTTI (1956 : 63) et BILIOTTI & VAGO (1961) ont, en effet, tous constaté la mort plus ou moins précoce des larves de Tachinaires établies dans des hôtes expérimentaux. THOMPSON (1934 : 441) a confirmé l'observation pour divers *Rhinophorinae* parasites.

Le développement, chez un Coléoptère, de *Ptychomyia remota* Aldrich, normalement parasite de Lépidoptères ne peut être invoqué contre cette règle, car le Wirtskreis naturel de l'espèce est insuffisamment connu (cf. TOTTELL & collab., 1930 : 180-181, 261).

Quant aux *Phasiinae*, les seules expériences publiées (2) sont celles de ma Contr. XX et de VIKTOROV (1960 a : 109-111). Ces dernières portent sur deux larves de *Chryseria helluo* n'ayant pu dépasser le stade II chez l'hôte non spécifique *Piezodorus lituratus* (les larves issues de 11 autres œufs, obtenus sur différents hôtes n'ont pas pénétré dans ceux-ci). Ce résultat est conforme aux miens concernant d'autres espèces (v. 2 *infra*), mais n'autorise pas de conclusion, vu le nombre des cas.

2. — EXPÉRIENCES PERSONNELLES

De HOWARD & FISKE à VIKTOROV, tous les observateurs se sont contentés de mettre à profit de rares pontes spontanées de Tachinaires sur des hôtes aberrants; ils n'ont, par suite, disposé que d'un matériel restreint et n'ont pu se livrer à des expériences suffisamment variées.

(1) Quoiqu'elles témoignent de l'importance de l'identité de l'hôte pour la larve parasite, les expériences de THOMPSON (1933 : 559, 1923 a : 203-204) ou de VARLEY & GRADWELL (1958) ne sont pas à citer ici, car elles concernent des Tachinaires à oviparité microtypique hors de l'hôte.

(2) PHILLIPS (1956 : 576) indique, malheureusement sans nul détail, que *Pentatomophaga bicincta* De Meijere, parasite normal du Coréide *Amblypella lutescens* (Distant) attaque volontiers les Pentatomides du genre *Axiagastus* « in which it failed to develop ».

Mes expériences personnelles ont été beaucoup plus nombreuses, car j'ai recouru systématiquement à la transplantation d'œufs obtenus artificiellement ou sur hôtes normaux.

J'ai réalisé deux catégories d'expériences : les unes avec des Hétéroptères étrangers aux Wirtskreis des mouches étudiées, les autres avec un hôte étranger aux Hétéroptères. Dans l'un et l'autre cas, j'ai testé les exigences de larves d'espèces polyphages et oligophages.

De nombreuses transplantations ont été réalisées; 189 suivies d'une pénétration de la larve I dans l'hôte constituent les expériences dont j'analyse ci-après les résultats. Tous se rapportent à des hôtes infestés à l'état d'imago, maintenus en élevage, en été ou à l'étuve, et disséqués immédiatement après leur mort.

a - Expériences avec des hôtes Pyrrhocorides

Comme Hétéroptères étrangers aux Wirtskreis normaux des *Phasiinae* étudiés, j'ai principalement utilisé des *Pyrrhocoridae* africains du genre *Dysdercus* (*capensis* [Wolff] et *fasciatus* Signoret), dont mon ami J. CARAYON entretient un élevage depuis plusieurs années.

Ces punaises n'existent pas en région paléarctique et appartiennent à une famille dont le principal représentant européen — *Pyrrhocoris apterus* (L.), que j'ai aussi utilisé accessoirement — n'est pas, que l'on sache, attaqué par les *Phasiinae*. Les *Pyrrhocoridae* constituent donc un matériel de choix pour l'étude du développement des *Phasiinae* paléarctiques dans des Hétéroptères à coup sur étrangers à leurs Wirtskreis naturels.

La technique de transplantation des œufs de *Phasiinae* sur *Dysdercus* est précisée au Chap. I, Sect. B 4.

1° INFESTATION PAR DES *Phasiinae* POLYPHAGES — Les *Phasiinae* étudiés furent *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*, dont les œufs s'obtiennent aisément par choc asphyxique des ♀♀ à l'acétate d'éthyle, et *Clytiophasia dalmatica* qui pond facilement sur les *Eurygaster*.

Ainsi que l'indique le Tabl. V, le succès de l'infestation des *Dysdercus* par *Ectophasia rostrata* fut complet, puisque je ne constatai aucune mortalité et obtins des larves III sortant de l'hôte et qui me donnèrent ultérieurement des imagos.

Les résultats avec *E. rubra* et *Cl. dalmatica* furent comparables quant à l'importance négligeable de la mortalité observée. Je n'ai cependant pas obtenu d'imagos car, témoins compris, la plupart des *Dysdercus* et surtout des *Pyrrhocoris* de mes élevages sont morts rapidement; le développement d'*Ect. rubra* et de *Cl. dalmatica* étant plus lent que celui d'*Ect. rostrata* il aurait évidemment fallu, en ces conditions, pour obtenir un résultat aussi positif, réaliser au moins autant d'infestations qu'avec celle-ci.

Quoiqu'il en soit, le résultat concernant *E. rostrata* permet de conclure que le parasitisme des *Phasiinae* polyphages chez des Hétéroptères autres que ceux de leur Wirtskreis naturel est caractérisé par une mortalité négligeable et la possibilité d'un complet développement. Ceci indique que les exigences des larves de ces *Phasiinae* ne sont pas supérieures à celles des ♀♀ pondeuses.

2° INFESTATION PAR DES *Phasiinae* OLIGOPHAGES — J'ai utilisé les œufs — faciles à obtenir sur hôtes normaux — de *Cystogaster globosa*, parasite d'*Aelia*, et de deux espèces de *Gymnosoma*, parasites de *Pentatomidae*.

TABLEAU V
INFESTATIONS EXPÉRIMENTALES DE *PYRRHOCORIDAE* (1)

| PARASITES | NOMBRE TOTAL DE CAS | LARVES OBTENUES (2) | | | | |
|---|------------------------------|---------------------|---------|-------------|-------|-----------|
| | | sans siphon | | avec siphon | | |
| | | I | II | II | III | sortantes |
| 1 - <i>Phasiinae</i> POLYPHAGES | | | | | | |
| <i>Ectophasia rostrata</i> . | 15 (0) | 6 (0) | 1 (0) | 1 (0) | 2 (0) | 5 (0) |
| <i>Ectophasia rubra</i> . . | 10 (2) | 8 (1) | 0 | 1 (1) | 1 (0) | 0 |
| <i>Clyttophasia dalmatica</i> | 6 (1) | 3 (1) | 3 (0) | 0 | 0 | 0 |
| TOTAL | 31 (3) | 17 (2) | 4 (0) | 2 (1) | 3 (0) | 5 (0) |
| 2 - <i>Phasiinae</i> OLIGOPHAGES | | | | | | |
| <i>Cystogaster globosa</i> . | 7 (4) | 1 (1) | 6 (3) | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gymnosoma carpocoridis</i> | 20 (12) | 15 (8) | 5 (4) | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> . | 68 (25) | 16 (7) | 52 (18) | 0 | 0 | 0 |
| TOTAL | 95 (41) | 32 (16) | 63 (25) | 0 | 0 | 0 |
| (1) Tous les œufs ont été transplantés sur imagos de <i>Dysdercus</i> , à l'exception de ceux de <i>Ct. dalmatica</i> , transplantés sur des imagos de <i>Pyrrhocoris apterus</i> . (2) Le nombre des larves mortes parmi celles observées est cité entre parenthèses. | | | | | | |

Le Tabl. V témoigne du succès extrêmement limité de l'infestation des *Dysdercus* par ces mouches. L'on constate, en premier lieu, que près de 50 % des larves sont mortes avant l'hôte. En second lieu, aucune de ces larves et aucune de celles qui vivaient encore à la mort de l'hôte n'ont induit l'édification d'un siphon. Or, normalement, le siphon se forme au début du stade II et dans le cas présent, plusieurs larves ont atteint dans

l'hôte l'âge de 11 jours (*G. carpocoridis*), 33 jours (*C. globosa*) et 42 jours (*G. clavata*) après la ponte. Il est donc évident qu'il s'agissait là de larves en survie et que, si les hôtes avaient vécu en moyenne plus longtemps, j'aurais observé une mortalité de 100 %.

Quoiqu'il en soit, mortalité précoce élevée, absence de siphon et développement arrêté au stade II indiquent que les exigences xéniques des larves des espèces oligophages étudiées sont aussi strictes que celles des ♀♀.

En dehors de ce résultat essentiel, je puis préciser que les larves mortes n'étaient pas encapsulées (quoiqu'elles aient pu provoquer des réactions mélaniques musculaires ou trachéennes dans le thorax de l'hôte) et que les larves II en survie, peu mobiles et généralement maigres, étaient localisées, parmi les trachées, sous le scutum II de l'hôte.

b - Expériences avec *Ceresa bubalus*

Je n'ai eu la possibilité d'expérimenter vraiment que quelques semaines par an, à Richelieu où je pouvais facilement récolter chaque jour des ♀♀ de *Phasiinae* gravides. Pour cette raison, je ne pouvais disperser mes essais et je me suis contenté d'expériences avec un seul hôte, l'Homoptère *Ceresa bubalus* (F.), selon la technique indiquée au Chap. I. Sect. B 4.

1° INFESTATION PAR DES *Phasiinae* POLYPHAGES — J'ai utilisé à nouveau *Ectophasia rostrata* et *E. rubra*; les résultats obtenus (qui englobent ceux déjà rapportés dans la Contr. XX), figurent dans le Tabl. W.

La mortalité précoce des larves de *Phasiinae* polyphages dans l'hôte Homoptère apparaît négligeable. La formation des siphons se produit aisément, encore que certains d'entre eux soient extrêmement mélaniques. Toutefois, il semble que, même chez les hôtes qui vivent le plus longtemps (j'ai obtenu 4 larves âgées de 20 à 25 jours après la ponte), la larve qui demeure généralement assez maigre ne passe pas au stade III.

Or, l'on a vu au Chap. IX que la réussite du développement des larves de *Phasiinae* impliquait non seulement une mortalité négligeable et la formation du siphon — aspects négatifs ou banals de la vie parasitaire — mais encore et surtout le passage au stade III. Il n'est donc pas sûr du tout — contrairement aux conclusions de ma Contr. XX — que les larves des *Phasiinae*, même polyphages, puissent parvenir au stade III dans un hôte non Hétéroptère.

D'ailleurs, le parasitisme des *Ectophasia* chez *Ceresa* présente des points communs (mélanisation des siphons, impossibilité ou rareté du passage au stade III) avec le parasitisme, voué à l'échec, de *Phryxe caudata* Rondani chez *Malacosoma neustria* (L.) tel que le décrit BILLOTTI (1956 : 63).

Ceci indique que la cimicophilie des *Phasiinae* serait, actuellement du moins, une modalité obligatoire, aussi bien de la physiologie de leurs larves que du comportement de leurs ♀♀.

2° INFESTATION PAR DES *Phasiinae* OLIGOPHAGES — Utilisant deux espèces de *Gymnosoma* (*G. dolycoridis* et *G. clavata*) parasites de *Pentatomidae*, je n'ai réalisé qu'un nombre restreint d'infestations de *Ceresa*, car il ne fallait pas s'attendre que des *Phasiinae* capables de se développer chez certains Hétéroptères seulement puissent réussir dans des hôtes totalement étrangers à ce sous-ordre.

Quoique les hôtes soient morts assez précocement (le plus vieux 11 jours après l'infestation), les résultats correspondants, qui figurent dans le Tabl. W, sont effectivement des plus nets. La mortalité, considérable, fut plus précoce encore que chez les Pyrrhocorides et je n'observai pas plus que chez ceux-ci la formation de siphon.

TABLEAU W
INFESTATIONS EXPÉRIMENTALES DE *CERESA BUBALUS*

| PARASITES | NOMBRE TOTAL DE CAS | LARVES OBTENUES (1) | | | |
|----------------------------------|------------------------------|---------------------|-------|-------------|-----|
| | | sans siphon | | avec siphon | |
| | | I | II | II | III |
| 1 — <i>Phasiinae</i> POLYPHAGES | | | | | |
| <i>Ectophasia rostrata</i> . . . | 49 (1) | 17 (0) | 8 (1) | 24 (0) | 0 |
| <i>Ectophasia rubra</i> . . . | 6 (2) | 4 (0) | 1 (1) | 1 (1) | 0 |
| TOTAL | 55 (3) | 21 (0) | 9 (2) | 25 (1) | 0 |
| 2 — <i>Phasiinae</i> OLIOOPHAGES | | | | | |
| <i>Gymnosoma dolycoridis</i> . | 6 (5) | 4 (3) | 2 (2) | 0 | 0 |
| <i>Gymnosoma clavata</i> . . | 2 (0) | 2 (0) | 0 | 0 | 0 |
| TOTAL | 8 (5) | 6 (3) | 2 (2) | 0 | 0 |

(1) Comme précédemment, le nombre des larves mortes parmi celles observées est cité entre parenthèses.

Quelque réserve que l'on puisse exprimer quant aux *Phasiinae* polyphages, il ne fait donc pas de doute que la cimicophilie des oligophages est une modalité obligatoire de la physiologie de leurs larves.

c — Signification des résultats obtenus

Les résultats consignés ci-dessus montrent que les exigences xéniques propres des larves de *Phasiinae* sont, en définitive, conformes, *grosso-modo*, à celles des ♀♀ pondéuses.

De même que les ♀♀ n'attaquent que les Hétéroptères, les larves ne peuvent vivre qu'aux dépens de ceux-ci. De même que les ♀♀ polyphages sont indifférentes à la famille de leurs hôtes, leurs larves se développent

très bien dans des Hétéroptères de familles avec lesquelles elles n'ont pas normalement de contacts. De même, enfin, que les ♀♀ oligophages ne choisissent que des hôtes bien déterminés, leurs larves ne parviennent pas à se développer dans des hôtes vraiment étrangers au Wirtskreis de la mère.

Il est donc probable qu'au cours de l'évolution de la spécificité parasitaire des *Phasiinae*, les novations qui ont affecté les ♀♀ et les larves se sont rapidement harmonisées, selon un ordre de préséance et des modalités qui restent évidemment à élucider.

RÉSUMÉ

L'on trouvera dans le présent chapitre une étude de la spécificité parasitaire des *Phasiinae*, ou, plus exactement, un examen de quelques-uns de ses éléments déterminants. Le problème de la nature et de l'origine de la eimicophagie ne pouvant être abordé avec fruit actuellement, il ne s'agit d'ailleurs que d'éléments de la spécialisation plus ou moins étroite de la eimicophagie selon les espèces.

Une introduction critique montre qu'il serait aussi erroné de vouloir ramener les spécificités observées à une polyphagie généralisée, variablement restreinte par le jeu des conditions de coïncidence hôte/parasite, que de la considérer comme échappant toujours à ces conditions.

Une première section expose le degré d'*extension des Wirtskreis* des espèces de *Phasiinae* paléarctiques les mieux connues quant à leurs hôtes. Elle permet de reconnaître, parmi elles, des *polyphages* (à Wirtskreis très étendu, comprenant des Hétéroptères de plusieurs superfamilles; ex. *Ectophasia rostrata*), des *oligophages* (à Wirtskreis moyennement étendu, comprenant des hôtes d'une même famille ou superfamille; ex. *Gymnosoma clavata*), des *monophages* (à Wirtskreis restreint ne comprenant des hôtes que d'un seul genre ou de genres étroitement apparentés; ex. *Cystogaster globosa*).

La section suivante traite des rapports de la spécificité parasitaire avec les facultés de *découverte* et de *choix de l'hôte* propres aux ♀♀ pondieuses.

L'exercice, régulier ou facultatif, d'un comportement particulier de découverte de l'hôte est mis en évidence par l'étude de la localisation des hôtes dans le biotope et par l'observation directe, dans la nature, des manœuvres exploratoires des ♀♀ de *Phasiinae*.

Ce comportement requiert de la part des ♀♀ une démarche spéciale, souvent concomitante d'un changement de strate ou de niche dans le biotope. Le cas des *Gymnosoma* du groupe des *coloratae*, qui fréquentent régulièrement les *Verbascum*, plantes nourricières de leurs hôtes, retiendra particulièrement l'attention.

L'existence d'une capacité plus ou moins stricte de choix de l'hôte est démontrée, expérimentalement, à l'aide de nombreux essais réalisés avec diverses espèces en des conditions préétablies de choix possible entre deux hôtes. Les résultats obtenus témoignent qu'il existe certains *Phasiinae* doués d'un haut pouvoir de discrimination entre les hôtes et d'autres chez lesquels ce pouvoir est faible; ils montrent que toutes les espèces testées effectuent *in vitro* des choix conformes à ce qu'aurait laissé prévoir la composition des Wirtskreis dans la nature.

L'on peut donc penser que la polyphagie et la monophagie correspondent simplement à deux aspects complémentaires d'une même réalité; l'aspect « choix de l'hôte » domine dans la spécificité parasitaire des espèces à haut pouvoir de discrimination entre les hôtes, l'aspect « influence des conditions spatio-temporelles » l'emporte chez celles où ce pouvoir est faible.

Par ailleurs, il semble que l'on puisse considérer la capacité de choix de l'hôte comme l'expression d'un instinct. Les bases de cet instinct ne sont pas accessibles en l'état actuel des connaissances sur la neurophysiologie des *Phasiinae*, mais son évolution est parfaitement concevable si le choix de l'hôte donne prise à une sélection favorable à la descendance des individus qui ont établi elle-ci sur les hôtes les meilleurs.

La troisième section examine les rapports entre la spécificité parasitaire et les exigences xéniques des larves de *Phasiinae*. Des exemples empruntés aux auteurs permettent de rappeler, tout d'abord, que, chez les entomophages (*s.l.*) protéliens, la spécificité parasitaire des ♀♀ ponduses ne coïncide pas obligatoirement avec les exigences et tolérances alimentaires des larves que l'expérimentation seule permet d'établir.

De nombreuses transplantations d'œufs de *Phasiinae* sur divers hôtes ont permis de réaliser des infestations artificielles qui ont montré que les larves des *Phasiinae* polyphages (p. ex. les *Ectophasia*) sont effectivement peu exigeantes (sans toutefois dépasser le stade II chez des hôtes étrangers aux Hétéroptères) et que celles des *Phasiinae* oligophages (*Gymnosoma*) ne peuvent se développer que dans des hôtes Hétéroptères d'une famille déterminée.

Les exigences xéniques propres aux larves des *Phasiinae* sont donc, *grosso-modo*, conformes à celles des ♀♀ ponduses. Ceci suppose qu'au cours de l'évolution de la spécificité parasitaire de ces mouches, les novations qui ont pu affecter séparément les ♀♀ ou les larves se soient rapidement harmonisées.



RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le présent mémoire est consacré à l'étude des divers aspects de la biologie trop peu connue des *Phasiinae*, Diptères Tachinaires dont les larves vivent en parasites des Hémiptères Hétéroptères.

A tous les points abordés correspondent des observations et expériences originales portant sur une quarantaine d'espèces paléarctiques des principales sous-tribus (*Leucostomatina*, *Cylindromyiina*, *Phaniina*, *Atlophorina*, *Helomyiina*, *Ectophasiina*, *Gymnosomatina*).

La diversité des phénomènes biologiques examinés, le nombre des espèces considérées, des hôtes disséqués et des cas de parasitisme naturels et expérimentaux analysés, enfin, le recours systématique aux données utiles des auteurs, en font l'étude la plus complète présentée à ce jour sur la sous-famille.

Les faits sont exposés dans 12 chapitres qui s'accompagnent chacun d'un résumé particulier.

On voudra bien se reporter à ces résumés pour prendre une première connaissance de mes résultats, car je ne rappellerai ici qu'une sélection de faits propres à étayer mes deux conclusions principales, à savoir :

1° Les PHASIINAE pourraient constituer un matériel de choix pour l'étude expérimentale ou théorique de diverses questions de biologie générale ;

2° L'adoption simultanée de points de vue de recherches très différents est particulièrement propice aux progrès de la connaissance des Insectes entomophages et notamment des Tachinaires.

L'on ne s'étonnera pas qu'en dehors de mes conclusions de chapitres, je relie, avant tout, des conclusions méthodologiques : l'étude des *Phasiinae*, si ce n'est de l'ensemble des Tachinaires, ayant été fort négligée jusqu'à ce jour, ma tâche immédiate était de réunir des données fondamentales et de prendre conscience de leurs possibilités ultérieures d'utilisation.

Les résultats auxquels je suis parvenu sont, rapidement énumérés selon l'ordre des chapitres, les suivants :

1 — MISE AU POINT DE TECHNIQUES D'OBSERVATION ET D'EXPÉRIENCE, applicables également à un grand nombre de Tachinaires et permettant l'étude du cycle biologique des *Phasiinae* de l'œuf à l'œuf, y compris leur comportement chez des hôtes étrangers à leurs Wirtskreis naturels.

2 — CONFRONTATION DE LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DES *Phasiinae* (en ce qui concerne l'abdomen, les genitalia, les œufs, le mode de ponte et les larves aux trois stades) AVEC LEUR HOMOGENÉITÉ BIOLOGIQUE. Quelque différents qu'ils soient à certains égards, ces Diptères vivent tous en parasites protéliens chez les Hétéroptères et chez ces Insectes seulement. Les données contraires de la bibliographie sont toutes réfutées avec preuves à l'appui.

3 — ESQUISSE D'UNE CLASSIFICATION DE LA SOUS-FAMILLE. Les limites des tribus et sous-tribus sont précisées par un recours aux critères classiques, mais surtout par l'emploi de caractères jusqu'alors méconnus, notamment ceux tirés de la morphologie larvaire. On notera, toutefois, que plusieurs sous-tribus exotiques restent très mal connues et que divers taxa demeurent purement nominaux.

4 — RECENSEMENT DES ESPÈCES OUEST-PALÉARCTIQUES ET DE LEURS HÔTES. Le chapitre correspondant renferme de nombreuses novations taxinomiques (attributions génériques nouvelles, etc.) et des clés de détermination des espèces critiques. Il constitue, à la fois, une mise au point des données plus sommaires publiées dans mes Contributions antérieures et l'indispensable introduction aux recherches biologiques exposées dans le reste du mémoire. Il intéresse 66 espèces, notamment celles des genres *Gymnosoma* (7 espèces jusqu'alors confondues) et *Ectophasia* (2 espèces dans le même cas). Les listes d'hôtes ont été révisées et renferment la mention de 119 couples hôte/parasite inédits (v. aussi DUPUIS 1961).

5 — DESCRIPTION DE LA BIOLOGIE DES IMAGOS DANS LE MILIEU NATUREL. Je passe en revue, surtout quant aux *Phasiinae* paléarctiques : la *chorologie des espèces* (distribution géographique et altitudinale — avec diverses données inédites sur les faunes de l'URSS, écologie, faculté de dispersion), les *comportements trophique et de relation* (rythme nyctéméral, floricole, attitudes — y compris repos nocturne, déplacements), la *phénologie* (les données existantes ne permettaient pas de soupçonner le plurivoltinisme fondier des *Phasiinae*), les conditions de la *coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte*, l'abondance des *Phasiinae* dans la nature.

6 — ÉTUDE DE LA SEXUALITÉ ET DE LA PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION. La *sexualité* des *Phasiinae* présente un intérêt particulier, par suite du dimorphisme sexuel de nombreuses espèces et de la *pœcilandrie sex-liméed*. L'*anatomie des tractus génitaux* devait être précisée, notamment en ce qui concerne les ♀♀ chez lesquelles les multiples fonctions du vagin ont pu être démontrées expérimentalement. L'*accouplement* était pratiquement inconnu; il s'agit d'un comportement banal quant à l'intromission, mais assez complexe quant à l'amplexus; certaines aberrations de la reconnaissance du partenaire sexuel spécifique entraînent, dans la nature, le curieux phénomène du parasitisme des ♂♂ par les larves congénères. La *physiologie de la ponte* (maturation et descente des œufs; admission dans le vagin, rétention, expulsion), étudiée pour la première fois, démontre la généralité de l'oviparité des *Phasiinae* et permet une explication des faits dits de « viviparité accidentelle ». Cette explication, valable pour l'ensemble des Tachinaires ovipares, repose sur la découverte du rythme de fécon-

dation propre à ces mouches (chaque œuf est fécondé au moment de l'expulsion du précédent). La maturation continue des œufs et la fécondité globale (de 100 à 200 œufs) ont été établies dans diverses espèces.

7 — ANALYSE DES COMPORTEMENTS DE PONTE. Ces comportements ont été étudiés au laboratoire et confrontés avec les résultats obtenus dans la nature par la méthode du relevé sur hôtes des positions et orientations des œufs. Les données acquises concernent 16 *Phasiinae* à ponte sur l'hôte et, pour la première fois, une espèce à ponte dans l'hôte. Les manœuvres analysées possèdent toutes les caractéristiques d'instincts au sens de l'école objectiviste moderne; elles présentent une valeur diagnostique élevée car chaque espèce témoigne d'un comportement modal, souvent fort différent de celui d'espèces cependant très voisines.

8 — ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF ET DE L'ÉCLOSION. La technique d'incubation en chambre humide permet d'établir la brièveté de l'incubation (2-12 jours), les étapes de la différenciation des larves, le mécanisme des éclosions et un retournement des larves I, préalable à l'éclosion, qui ne se produit que dans les œufs pondus sur l'hôte. De l'attention particulière accordée aux causes naturelles d'échec des œufs aux divers stades, il ressort que l'échec de l'éclosion, de loin le plus important, peut, en certains cas, affecter 68 % des œufs en position modale sur hôtes spécifiques.

9 — DESCRIPTION ET ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE. Le développement des larves de *Phasiinae* chez les Hétéroptères a été suivi dans les cas *typiques* (développement chez un imago en activité) et *particuliers* (développement chez des hôtes pré-innaginaux et chez des imagos en estivation ou hibernation). La biologie des larves a été examinée en ce qui concerne les migrations dans l'hôte (larves I), les mues et l'induction du siphon respiratoire, les latences du développement (arrêt du développement au stade II chez les hôtes préimaginaux, hivernage au stade I ou II), la physiologie alimentaire (les larves sont normalement plasmo-hématophages aux trois stades; la stéatophagie et la sarcophagie de la fin du stade III sont facultatives). Le développement post-parasitaire (pupaison, imaginalisation) semble assez banal, sauf toutefois l'abandon des hôtes dont le mécanisme est décrit en fonction du sexe de ceux-ci.

10 — ANALYSE DES INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE. Les réactions de défense des hôtes (réaction hémostatique et mélanique) vis à vis des *Phasiinae* sont établies pour la première fois et rapprochées des rares faits expérimentaux acquis concernant d'autres Insectes parasites entomophages. La formation du siphon respiratoire est étudiée en détail; elle résulte d'une accumulation d'hémocytes et d'une condensation de matériel APS positif. Les actions indirectes diverses sur l'hôte sont énumérées. La description de la castration parasitaire des punaises ♀♀ montre qu'il s'agit d'une action élective sur la partie trophique des ovarioles; une discussion permet d'avancer l'hypothèse de travail de son mécanisme endocrine (inhibition du *corpus allatum* de l'Hétéroptère). L'examen de la castration, beaucoup moins connue, des ♂♂ impose toutefois certaines réserves sur ce point.

11 — ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES ENNEMIS NATURELS DES *Phasiinae*. Une liste des prédateurs de *Phasiinae* est dressée pour la première fois. Les rares cas de concurrence entre *Phasiinae* et, selon les cas, Flagellés, Nématodes ou larves d'Hyménoptères sont mentionnés rapidement. Vu sa fréquence, le parasitisme simultané des *Phasiinae* est traité en détail, quant à ses causes (spécificité convergente de nombreux *Phasiinae*) et conséquences (élimination purement aléatoire des larves surnuméraires). L'attachante question des Périlampides hyperparasites est abordée à l'aide d'observations originales et de la totalité des données publiées sur ces Hyménoptères.

12 — EXAMEN DE QUELQUES ÉLÉMENTS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE. Une discussion des opinions — également excessives — émises à ce sujet, conduit à un nouvel examen de ses principaux aspects. L'existence de *Phasiinae* monophages, oligophages et polyphages est indubitable, ainsi qu'en font foi plusieurs exemples typiques. Les capacités diversement développées des ♀♀ adultes de choisir l'hôte sont établies expérimentalement. Grâce à des expériences d'infestation d'hôtes non spécifiques, les exigences xéniques plus ou moins strictes propres aux larves sont également démontrées. L'accord actuel des unes et des autres conduit à voir dans leur évolution simultanée l'origine de la spécificité parasitaire variablement élaborée des espèces.

Ayant ainsi rappelé les aspects essentiels de la biologie des *Phasiinae*, je tiens à discuter ici leur signification générale.

Le fait capital me paraît la remarquable homogénéité biologique de ce groupe de Diptères.

J'ai constaté l'existence d'une cinquantaine de caractères, pour la plupart biologiques, communs aux espèces de toutes les tribus et sous-tribus étudiées à ce jour. Ils permettent la définition suivante des *Phasiinae*:

Diptères Tachinaires de répartition mondiale (1) présentant les caractères ci-après :

a — AU STADE IMAGINAL :

1^o *Caractères morphologiques* : Soies intra-alaires réduites au nombre de 1 ou 2 (2), paramères non soudés à la thèque du phallus (RUBTZOVA 1951 : 240) (3);

2^o *Caractères écologiques et éthologiques* : Mouches diurnes (4), les plus héliophiles des Tachinaires (5), floricoles (6) à long rostre (7), sans spécificité florale définie (au contraire de leur spécificité xénique, qui est très stricte) (8), présentant au cours de leurs évolutions sur les fleurs une torsion de l'aile dans un plan vertical perpendiculaire au plan sagittal (9); repos nocturne au sommet des tiges de végétaux herbacés (10); accouplement marqué par un long amplexus coupé d'intromissions répétées (11);

3^o *Caractères anatomo-physiologiques de la ponte* : ♀♀ à ovarioles pauciloculaires (d'où fécondité médiocre) (12), dépourvues d'utérus incubateur (13); vagin exertile (14) assurant à la fois l'admission, la fécondation et l'expulsion des œufs (15); production des œufs continue (16), stimulée par la ponte (17); admission d'un œuf dans le vagin déterminée par l'expulsion du précédent (18); fécondation synchrone de l'admission dans le vagin (19);

4° *Caractères « parasitiques »* : ♀♀ « cimicophages » (20), pondant leurs œufs un à un (c'est-à-dire renouvelant la manœuvre de ponte pour chaque œuf) (21), au contact de l'hôte (i.e. sur ou dans celui-ci) (22) d'où, compte tenu de la règle de la fécondation (cf. 18-19), leur *oviparité*.

- AUX STADES PRÉIMAGINAUX :

1° *Caractères des œufs* : Œufs macrotypes (23), indéhiscents (24), à développement immédiat et rapide (25), présentant leurs différenciations *respiratoires* éventuelles (incl. le « pédoncule » d'*Helomyia*) au pôle antérieur (26) et leurs différenciations éventuelles de fixation ou d'introduction dans l'hôte au pôle postérieur (27);

2° *Caractères morphologiques des larves* : Larves I tachiniformes (jamais de type planidium) (28), dépourvues de prolongement appendiculaire du dernier segment (29), métapneustiques (30); armature bucco-pharyngienne complète à tous les stades (31), inarticulée au stade I (32), à crochets buccaux articulés aux stades II et III (33); larves II et III pauvres en spinules (34), très souvent (mais non toujours) métapneustiques (35); stigmates postérieurs au stade III en forme de manchons saillants (36);

3° *Caractères « parasitiques »* : Larves obligatoirement cimicophages (37), parasites solitaires par essence (i.e. du fait du mode de ponte) (38), établies dans la cavité générale (39) de l'hôte vivant (40), n'évoluant à terme que chez l'imago (41) et ne présentant aucune diapause endogène obligatoire (42); larves éclosant par leurs propres moyens (43), mais incapables de survie prolongée hors de l'hôte (44), d'abord libres dans l'hôte (45), puis localisées dans son thorax (46) et y insérant, au plus tard au stade II (47), un siphon secondaire (48) formé par les hémocytes de l'hôte (49) et attaché à une trachée ou un sac aérien (50); siphon demeurant toujours ouvert (51) et s'accroissant — par adjonction d'hémocytes autour de son embouchure — en même temps que la larve (52) dont il n'enserme que l'extrémité postérieure (53); larves hématophages (54), ne devenant stéato-sarcophages *in fine* que facultativement; hôte abandonné par effraction de la larve mère (55); pupaison hors de l'hôte (56).

Dans le cadre de cette homogénéité, d'autant plus notable que les *Phasiinae* comptent probablement plus d'un millier d'espèces dans le monde, la diversité de ces mouches s'exprime sur tous les plans — morphologie imaginaire et larvaire, biologie de la reproduction, spécificité parasitaire, etc. — et à tous les niveaux taxinomiques.

Il me suffira de rappeler quelques faits parmi les plus significatifs.

Les tribus et les sous-tribus (Cf. Chap. II) diffèrent par leurs œufs, par leurs larves — notamment au stade I, par leurs genitalia tant mâles que femelles, par les modalités de l'infestation de l'hôte qui correspondent d'ailleurs aux deux principaux types d'œufs (œufs à chorion épais pondus sur l'hôte, œufs à chorion mince injectés dans l'hôte).

Les genres (qui demeurent les unités les mieux définies et souvent depuis très longtemps [1]) diffèrent par des dispositions morphologiques en rapport avec la ponte ou par le type de leur dimorphisme sexuel (cf. Chap. VI).

(1) De nombreux genres de *Phasiinae*, toujours parfaitement valables, sont dus à MEIGEN, ROBINEAU-DESVOIDY et RONDANI.

Les espèces, souvent nombreuses dans un même genre, diffèrent par leurs répartitions (cf. Chap. V), leurs spécificités parasitaires plus ou moins étroites (il existe des *Phasiinae* très voisins mono-, oblige- ou polyphages; cf. Chap. XII), la composition de leurs Wirtskreis (cf. Chap. IV), leurs comportements de ponte (cf. Chap. VII), leurs genitalia et leurs œufs. Ces différences ont fréquemment une importance fonctionnelle — *i. e.* pour la vie des espèces — et diagnostique — *i. e.* pour notre pratique taxinomique — très supérieure à celle des caractères traditionnellement utilisés pour la systématique de ces Diptères. Les différences biologiques constatées entre les deux *Ectophasia* ou les sept *Gymnosoma*, espèces de distinction classique délicate, sont, à cet égard, particulièrement démonstratives.

L'on remarquera encore la nature différente des traits caractéristiques des unités taxinomiques de même rang (c'est-à-dire des caractères conservés dans chaque série phylétique) (v. aussi BROOKS 1945 a : 648). Par exemple, les *Cylindromyitini* sont définis par le diplo-urite VI-VII, mais les *Allophorini* sont caractérisés par leurs larves III et les *Ectophasiini* par leurs larves I; certains genres de *Phasiina* se distinguent par leurs dispositifs de contention des hôtes, mais les coupures génériques des *Ectophasiina* reposent sur des variations chétotaxiques; les espèces de *Leucostoma* diffèrent par leur chétotaxie et leurs genitalia, mais les espèces d'*Ectophasia* ou de *Gymnosoma* se distinguent par leurs œufs et leurs comportements de ponte.

Une connaissance plus approfondie qu'ailleurs des caractères morphologiques et biologiques permet ainsi de constater, chez les *Phasiinae*, que :

1° à l'échelon de la sous-famille, la *conservation* de nombreux caractères biologiques d'une grande importance fonctionnelle surpasse de beaucoup la conservation des caractères purement morphologiques encore utilisés pour la définition des taxa supertribaux de Tachinaires;

2° à l'échelon des espèces, la *diversification* de certains caractères biologiques également riches de signification fonctionnelle est beaucoup plus profondément marquée que la diversification des caractères spéciographiques classiques;

3° qu'ils soient biologiques ou morphologiques, les caractères conservés ou diversifiés ne sont pas obligatoirement homologues d'une unité taxinomique à une autre voisine et de même rang.

Plusieurs enseignements découlent de ces constatations :

α) Il paraît légitime d'écarter des *Phasiinae* vrais toutes les Tachinaires, souvent à peine étudiées, qui en ont été rapprochées ou y ont été incorporées sur la base de caractères superficiels et isolés et qui, en fait, ne présentent pas la réunion des caractères biologiques communs à tous les représentants de la sous-famille.

β) Il conviendrait d'étudier tous les groupes de Tachinaires, petits ou grands, afin de les délimiter biologiquement en vue de rompre avec les quatre ou cinq sous-familles traditionnelles; l'on peut douter, en effet (cf. DUPUIS 1960 : 451), que le souci de répartir les Tachinaires en quelques sous-familles à peu près équivalentes par le nombre des espèces soit vraiment conforme à l'ordre de la Nature.

γ) On se gardera d'asseoir la définition des unités taxinomiques sur des caractères homologues; cette conception, idée-force de la taxinomie

de système, est depuis longtemps abandonnée aux échelons taxinomiques supérieurs; elle règne encore en pratique en ce qui concerne les tribus, genres et espèces de Tachinaires.

δ) On retiendra que l'isolement aussi bien que la diversification des phylums de *Phasiinae* – et peut-être de Tachinaires – résultent apparemment d'une sélection s'exerçant sur des caractéristiques d'importance fonctionnelle auxquelles les caractères morphologiques ne paraissent liés que secondairement.

Ce dernier point présente une importance toute particulière en raison des faits suivants :

1° L'abondance et la diversité des espèces de *Phasiinae* consacrent la réussite évolutive des caractères biologiques de la sous-famille;

2° celle-ci compte bon nombre de genres riches en espèces extrêmement voisines, ce qui implique qu'elle poursuit encore sa diversification;

3° l'importance fonctionnelle des caractéristiques biologiques de ces espèces semble mesurable, dans la Nature actuelle, notamment par l'étude des avantages et inconvénients des divers comportements et des divers hôtes.

Ces propriétés remarquables permettent de voir dans les PHASIINAE un groupe particulièrement propice aux recherches sur les processus de la sélection naturelle et de la spéciation.

Cette perspective théorique rejoignant, ici comme ailleurs, le souci légitime des praticiens et des enseignants de disposer d'une systématique sûre, il paraît au moins aussi urgent – même dans la plus étroite optique taxinomique – de se livrer à des recherches biologiques sur les espèces déjà plus ou moins connues, que de décrire des échantillons exotiques isolés, de la biologie desquels l'on ignore généralement tout. Ceci est sans doute vrai de nombreuses Tachinaires autres que les *Phasiinae*.

Une telle constatation conduit à s'interroger sur les méthodes que doit adopter un entomo-parasitologiste soucieux d'une connaissance – si possible explicative – de la complexité naturelle et des incidences mutuelles des faits taxinomiques et biologiques. Tout naturaliste étant à même de se familiariser avec les pratiques taxinomiques traditionnelles aussi bien qu'avec les techniques expérimentales et de laboratoire, il ne s'agit pas ici de lui proposer un ensemble de « recettes », mais de l'inviter aux habitudes d'esprit les mieux adaptées à la résolution du problème posé.

Examinant cette même question il y a quelques années (DUPUIS 1956 : 16-17) j'étais parvenu aux conclusions suivantes :

« La parasitologie des Insectes peut conduire à des conclusions théoriques et à des résultats pratiques de la plus haute importance. Encore convient-il – ce qui vaut, à mon sens, pour toute science – d'en considérer le domaine très largement. En parasitologie, cela signifie, avant tout, accepter le phénomène biologique « parasitisme » tel qu'il nous est donné dans la nature, inséparable des couples hôtes-parasites, c'est-à-dire ne pas éluder la nécessité d'une connaissance également approfondie des hôtes et des parasites.

La recherche doit donc porter sur tous les aspects essentiels de l'histoire naturelle des uns et des autres : morphologie, systématique, formes et modalités du développement, physiologie, écologie, comportement. Elle doit,

en outre, bien entendu, accorder une attention constante aux répercussions de ces divers ordres de fait, de l'hôte au parasite et réciproquement et faire appel tant aux méthodes descriptives et anatomiques que statistiques et expérimentales.

Cette mise en œuvre de connaissance et d'investigations très variées s'applique, quelque restreint que soit le groupe d'hôtes ou de parasites considéré, le progrès de la connaissance ne procédant que du renouvellement incessant des points de vue. Elle s'impose pour l'édification d'une parasitologie comparative, à laquelle peuvent seuls servir de matériaux solides les groupes hôtes/parasites connus avec exactitude sous tous les aspects de leur histoire naturelle. Et seule une parasitologie comparative permet de poser les problèmes théoriques fondamentaux (origine, différenciation, spécialisation du parasitisme) et peut servir de guide aux applications pratiques (contrôle biologique notamment) ».

Ce programme de recherches m'a conduit à poursuivre à la fois études biologiques et taxinomiques, observations et expériences, recherches de terrain et de laboratoire. Le présent mémoire aura, je l'espère, montré le profit que l'on peut trouver à la mise en œuvre simultanée d'investigations d'esprit en apparence si différent mais en fait si complémentaire.

Cependant, quels qu'aient été mes efforts pour envisager l'étude des *Phasiinae* selon cette méthode monographique (au sens de PANTEL, 1899), je ne livre finalement qu'un *essai*, car je n'ai pu approfondir également les diverses questions traitées.

J'ai déjà indiqué, au cours des divers chapitres, les lacunes qui demeurent (notamment au sujet des faunes extra-européennes et des taxa *incertae sedis* ou purement nominaux). Je soulignerai encore ici que je n'ai pas eu la possibilité matérielle de me livrer, autant que nécessaire, à certaines recherches de laboratoire, de sorte que l'analyse des conditions et mécanismes de bien des faits (réactions de défense, castration parasitaire, etc.) reste à entreprendre. Par ailleurs, je n'ai estimé mes données ni assez diverses, ni assez nombreuses pour discuter, en dépit de son intérêt (v. *supra*), la question de l'évolution des *Phasiinae*. Enfin, l'état rudimentaire des connaissances sur plusieurs groupes de Tachinaires m'a dissuadé d'aborder l'étude comparative, chez ces mouches puis chez les entomophages en général, des faits de biologie considérés.

J'espère que, nonobstant ces insuffisances, mon travail sera accueilli comme une source d'informations pouvant servir de base à des recherches futures – y compris sur d'autres Tachinaires – et à l'utilisation des *Phasiinae* comme insectes de laboratoire.

S'il entraînait l'introduction dans les ouvrages à venir d'exemples précis et d'exposés conformes à la complexité de la Nature, je serais payé de l'avoir entrepris, comme j'ai été récompensé de voir les résultats plus sommaires de mes Contributions antérieures retenus dans les récents traités français et étrangers de Zoologie, d'Entomologie et de Diptérologie.

Paris, mars 1960-août 1961.



INDEX DES TRAVAUX CITÉS

Le présent Index ne constitue nullement une « bibliographie » des *Phasiinae*. L'on y trouvera simplement la liste, par ordre alphabétique des noms d'auteurs, des travaux invoqués dans les chapitres précédents, à propos de ces Diptères, de leurs hôtes, ou à titre comparatif.

Les diverses publications d'un même auteur sont classées par ordre chronologique. Toutefois, en ce qui concerne celles de TOWNSEND et les miennes, j'ai cité, avant tous autres travaux, les tomes du *Manual of Myiology* et mes *Contributions à l'étude des PHASIINAE cimicophages*.

Les lettres *a, b, c, ...* distinguent les travaux publiés la même année par le même auteur; on notera cependant que, dans le texte, la lettre *a* a pu être omise pour les mémoires les plus souvent cités (BEARD 1940 *a*, VIKTOROV 1960 *a* ...).

Les mots entre crochets [], dans les titres ou dans les références, représentent des traductions ou des précisions qui ne figurent pas dans l'original.

Sauf avis contraire, les pages citées sont, ici comme dans le texte, celles des originaux et non point des *separata*.

Les travaux non consultés, 6 au total, sont mentionnés comme tels, avec l'indication de la source qui m'a permis d'en faire état.

- ALDRICH (John Merton) - 1905 - A catalogue of North American *Diptera* (or two-winged flies). *Smiths. misc. Coll.*, 46 (n° 1444), 1905, p. 1-680.
- - 1915 - Results of twenty-five years' collecting in the *Taehinidae*, with notes on some common species. *Ann. ent. Soc. America*, 8, 1915, p. 79-84.
- - 1922 - In SWEZEY (O. H.): [*Leucostoma atra*]. *Proc. haw. ent. Soc.*, 5, 1922, p. 30-31.
- - 1926 - North American two-winged flies of the genus *Cyrtodromyia* Melgen (*Oxyptera* of authors). *Proc. U.S. nat. Mus.*, 68, art. 23 (n° 2624), 1926, p. 1-27, pl. 1.
- - 1927 - The dipterous parasites of the migratory locust of tropical America, *Schistocerca paranensis* Burmeister. *Journ. econ. Ent.*, 20, 1927, p. 588-593.
- - 1930 - American two-winged flies of the genus *Stylogaster* Macquart. *Proc. U.S. nat. Mus.*, 73, art. 9 (n° 2852), 1930, p. 1-27.
- - 1933 - In SWEZEY (O. H.): [*Leucostoma*]. *Proc. haw. ent. Soc.*, 5, 1933, p. 241-242.
- - 1934 - *Taehinidae*. In: *Diptera of Patagonia and South Chile based mainly on material in the British Museum (Natural History)*. Part VII, fasc. 1, 1934, p. 1-170, fig. 1-21. London (British Museum, Nat. Hist.).
- ALEXANDROV (N.) - 1947-48 - *Eurygaster integriceps* Put. à Varamine et ses parasites. *Entomol. et Phytopathol. appliquées (Public. Minist. Agricult.)*, Téhéran, n° 6 (sept. 1947), p. 29-41, fig. 23-32; n° 6-7 (mars 1948), p. 28-47, fig. 12-17; n° 8 (juin 1948), p. 16-52, fig. 1-14 (en persan, résumés français très complets, pagination spéciale: 6: 11-14; 6-7: 8-17; 8: 13-20).
- ALLEN (H. W.) - 1925 - Biology of the red-tailed Tachina-fly, *Winthemia quadripustulata* Fabr. *Mississippi agric. exp. Sta., Techn. Bull.*, 21, 1925, p. 1-32, fig. 1-9.

- - 1926 - Life-history of the variegated-cutworm Tachina-fly, *Archytas anatis*. *Journ. agric. Res.*, 32, 1926, p. 417-435. (incl. pl. 1). text-fig. 1-6.
- - 1929 - An annotated list of the Tachinidae of Mississippi. — *Ann. ent. Soc. America*, 22, 1929, p. 676-690, fig. 1.
- ANDREWS (H. W.) - 1914 - Notes on some Diptera taken in the south of Ireland. *Irish Nat.*, 23, 1914, p. 136-143.
- AMIAS-ENCOBET (José) - 1912a - Datos para el conocimiento de la distribución geográfica de los Dípteros de España. *Mem. r. Soc. esp. Hist. Nat.*, 7, 1912, p. 61-246.
- - 1912b - Adiciones a la fauna díptero-lógica de España. *Bot. r. Soc. esp. Hist. Nat.*, 1912, p. 385-426.
- ANNOLDI (K. V.) - 1943 - On the conditions and phases of the spring transition of *Eurygaster integriceps* to active life as observed in south western Uzbekistan. *C. R. Acad. Sc. URSS*, 40, n° 1, 1943, p. 35-37. [= *Doklady Ak. Nauk SSSR*, 40, n° 1, 1943, p. 41-44] (en anglais et en russe).
- - 1947 - [*Eurygaster integriceps* dans la nature en Asie Centrale; moments écologiques et biocénologiques de sa biologie]. *Vriednata Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 1, 1947, p. 136-269, fig. 1-3 (en russe).
- AUBERTIN (D.) - 1935 - In SAÜSTEDT (Y.): Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamchatka-Expedition 1920-1922 — 37: Abschluss und Zusammenfassung. *Ark. f. Zool.*, 28 A, n° 7, 1935, p. 1-19.
- BACHMANN (Franz) - 1958 - Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. *Beitr. z. Ent.*, 8, 1958, p. 1-8.
- BAEN (William) - 1920-21 - Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Ihre Lebensweise, wirtschaftliche Bedeutung und systematische Kennzeichnung. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 6, 1919-20, II, 2, p. 185-246; 7, 1920-21, II, 1, p. 97-163, II, 2, p. 349-423, fig. 1-63.
- BAILEY (N. S.) - 1949 - The hovering and mating of *Tabanidae*: a review of the literature with some original observations. *Ann. ent. Soc. America*, 41, n° 4, (1948) 1949, p. 403-412.
- BALACHOWSKY (Alfred Serge) - 1959 - Rapport analytique de la bibliographie principale [des principales publications] concernant *Eurygaster integriceps* Puta. et quelques autres espèces voisines, nuisibles aux cultures de céréales. 1 fasc. in-4° polycopié, Paris (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Centre d'Information et de Documentation du Sunn Pest, Institut Pasteur), 2^e tirage, 1959, p. I-VIII + 1-72.
- BALDUF (W. V.) - 1939 - Food habits of *Phymata pennsylvanica americana* Mellin (*Hemipt.*). *Canad. Entom.*, 71, 1939, p. 66-74.
- - 1940 - More ambush bug prey records (*Hemiptera*). *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, 35, 1940, p. 161-169.
- - 1943 - Third annotated list of *Phymata* prey records (*Phymatidae*, *Hemiptera*). *Ohio Journ. Sc.*, 43, 1943, p. 74-78.
- BALLARD (E.) & EVANS (M. Gwen) - 1928 - *Dysdercus sidae* Montr. in Queensland. *Bull. ent. Res.*, 18, 1928, p. 405-432, fig. 1-7, pl. h. t. 19 + 2 dépillants.
- BARANOFF (N.) - 1926a - Beitrag zur Kenntnis der serbischen Tachiniden. *Letopis poljoproredne ogledne i kontrolne Stanitze u Toplshtideru* [Annuaire de la station agricole d'enquête et de contrôle de Toplshtider], Belgrade, n° 1, 1926, p. 153-184 (incl. pl. I-V), fig. text 1-3 (en serbe et en allemand).
- - 1926b - Die in Serbien gesammelten *Deziinae*. *Diptera (Encycl. ent., sér. B. II)*, 3, 1926, p. 56-60, fig. [1] + 1-17.
- - 1929 - Studien an pathogenen und parasitischen Insekten. II: Beitrag zur Kenntnis der Phasinen mit besonderer Berücksichtigung der Gruppe *Ocyptera* (*Diptera Tachin.*). *Inst. f. Hyg. u. Schule f. Volksgesundheit in Zagreb - Arb. ausd. parasitol. Abt.*, Nr 2, 1929, 23 p. (incl. pl. I-II) + pl. III-IV lit. t. (en allemand).
- - 1930 - Die Sternketten des Abdomens bei den parasitären Raupenfliegen und ihre systematische Bedeutung. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 2, 1930, p. 506-534, fig. 1-2.
- - 1934a - Neue Gattungen und Arten der orientalischen Raupenfliegen. *Diptera (Encycl. ent., sér. B. II)*, 7, 1934, p. 160-165.
- - 1934b - Ein interessanter Fall von Spliceoidie bei der Larvaevoride *Vespo-cyptera petiolata* Townsend. *Ibid.*, 7, 1934, p. 157-160, pl. I.
- - 1934c - Mitteilungen über gezüchtete orientalische Larvaevoriden (*Insecta, Diptera*). *Ent. Nachr.-Bl.*, Troppau, 8, II, 2, 1934, p. 41-49.

- — 1935 — Neue paläarktische und orientalische Raupenfiegen (*Dipl.*, *Tachinidae*). *Ver. Arkiv.*, Zagreb, 5, 1935, p. 550-560.
- BARRIOS-MACHADO (A. de —) — 1954 — Révision systématique des Glossines du groupe *palpalis* (Diptera). *Publicações Culturais, Companhia de Diamantes de Angola*, n° 22, Lisbon 1954, p. 1-189, fig. 1-107.
- BARTAL (Alajos) — 1906 — Adatok Magyarország légy-faunájához. [Beiträge zur Dipteren-Fauna von Ungarn]. *Rovarlaní Lapok*, 13, 1906, p. 119-123, 140-143 (en magyar).
- BARTH (Rudolf) — 1958 — Estudos anatómicos e histológicos sobre a subfamília *Triafaminae* (Heteroptera, Reduviidae). IX. parte: Vaso deferente e mesadênias de *Triatoma infestans*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 56, 1958, p. 209-238, fig. 1-45 (en portugais, résumé allemand).
- BARTLETT (Kenneth A.) — 1942 — Biological control activities. *Rep. Puerto Rico [fed.] exp. Sta. [for] 1941*, Washington D. C., 1942, p. 19-20.
- — 1943 — Biological control activities. *Ibid. [for] 1942*, Washington D. C., 1943, p. 15-17.
- BEAMENT (J. W. L.) — 1946 — The formation and structure of the chorion of the egg in an Hemipteron, *Rhodnius prolixus*. *Quart. Journ. micr. Sc.*, 87, 1946, p. 393-439, fig. 1-13.
- BEARD (Raimon L.) — 1940a — The biology of *Anasa tristis* with particular reference to the Tachinid parasite *Trichopoda pennipes*. *Bull. Connecticut agric. exp. Sta.*, n° 440, 1940, p. 593-679, pl. 1-3, fig. 1-18.
- — 1940b — Parasitic castration of *Anasa tristis* by *Trichopoda pennipes* and its effect on reproduction. *Journ. econ. Ent.*, 33, 1940, p. 269-272.
- — 1942 — On the formation of the tracheal funnel in *Anasa tristis* by the parasite *Trichopoda pennipes*. *Ann. ent. Soc. America*, 35, 1942, p. 68-72, fig. 1-2.
- BECKER (Alexander) — 1872 — Reise nach den Salzseen Baskuntschaiskoje und Elton, nach Schilling, Anton, Astrachan, nebst Mittheilungen über das Vorkommen mehrerer Käfer und Fliegen in jenen Gegenden. *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, 45, Pt. 2, 1872, p. 102-124 (en allemand).
- BECKER (Theodor) — 1900 — Beiträge zur Dipteren-Fauna Sibiriens. Nordwest-sibirische Dipteren gesammelt vom Prof. John Sahlgren aus Helsingfors im Jahre 1876 und von Dr. E. Bergroth aus Tammerfors im Jahre 1887. *Acta Soc. sc. Fenn.*, 26, n° 9, 1900, p. 3-66, 2 pl.
- — 1908 — Dipteren der Kanarischen Inseln. *Mitth. aus d. zool. Mus. Berlin*, 4, H. 1, 1908, p. 1-180, pl. 1-4 (= fig. 1-63).
- BECKER (Theodor) & STEIN (Paul) — 1913 — Persische Dipteren von den Expeditionen des Herrn N. A. Zarudny 1898 und 1901. *Annuaire Mus. zool. Ac. Sc. St. Petersb.*, 17 (1912), 1913, p. 503-654, pl. XII-XIV.
- — 1914 — Dipteren aus Marokko. *Ibid.*, 18 (1913), 1914, p. 62-95.
- BELANOVSKY (I. D.) — 1931 — Beiträge zur Tachinenfauna der Gouvernements Kyjiw. *Trav. Mus. zool. Kiev*, n° 10, 1931, p. 17-42, fig. 1-2 (en allemand).
- — 1951 — Tachini oukrajinskoi SSR. *Telast I*. — 1 vol. in-8, Kiev (Akad. Nauk Ukr. SSR, Institut. Zool.), 1951, p. 1-191, fig. 1-99 (en russe).
- BELKE (Gustave) — 1866 — Notice sur l'histoire naturelle du district de Radomysl (Gouvernement de Kief). *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, 39, Pt. 1, 1866, p. 214-251, 491-526 (en français).
- BENGOOLD (Geruot) & RIPPEN (Walter) — 1937 — *Perillampus tristis* Mayr als Hyperparasit des Kieferntriebwicklers (*Rhyacionia buoliana* Schiff.). *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 9, 1937, p. 394-417, fig. 1-19.
- BERRY (Paul A.) — 1951 — Biology and habits of cotton stainers (*Hemiptera: Dysdercus spp.*), their natural enemies in South America, and two parasitic flies imported into Puerto Rico. *Revista de Ent.*, 22, 1951, p. 329-342, fig. 1-2.
- BERTHOLD (Arnold Adolph) — 1827 — Latreille's Natürliche Familien des Thierreichs aus dem französischen mit Anmerkungen und Zusätzen. 1 vol. in-8, Weimar 1827, x + 604 p.
- BEZZI (Mario) — 1891 — Contribuzione alla fauna ditteologica della provincia di Pavia. *Bull. Soc. ent. Ital.*, 23, 1891, p. 21-91.
- — 1892 — Contribuzione alla fauna ditteologica della provincia di Pavia. Parte seconda. *Ibid.*, 24, 1892, p. 64-82, 97-151.
- — 1893 — I Ditieri del Trentino. saggio di un elenco delle specie di ditieri finora osservate nel Trentino. in-8, Padova 1893, 145 p. (extrait avant publication de: *Atti della Soc. veneto-trentina di Sc. Nat.*, ser. IIa, 1, fasc. 1, 1893, p. 209-272, fasc. 2, 1894, p. 275-353).

- 1895 — Contribuzioni alla fauna ditteologica Italiana. I: Ditteri della Calabria. *Bull. Soc. ent. ital.*, 27, 1895, p. 39-78.
- 1900 — Contribuzioni alla fauna ditteologica Italiana. II: Ditteri delle Maree e degli Abruzzi. Seconda continuazione. *Ibid.*, 32, 1900, p. 77-102.
- 1907a — *Tachinidae*. In: BECKER (Th.), BEZZI (M.), KENTRÉZ (K.) & STRIN (P.): *Katalog der paläarktischen Dipteren*, Bd 3, Budapest 1907, p. 189-507.
- 1907b — Ditteri eretrali raccolti del Dott. Andreini e del Prof. Tellini. Parte seconda. *Bull. Soc. ent. ital.*, 39, 1907, p. 1-199.
- 1908 — Diagnoses d'espèces nouvelles de Diptères d'Afrique. *Ann. Soc. ent. Belgique*, 62, 1908, p. 374-388.
- 1909 — Diptera syriaca et aegyptia a cl. P. Beraud S. J. collecta. *Brotéria, Secp. zool.*, 8, 1909, p. 37-65, pl. IX.
- 1918 — Studi sulla ditteofauna nivale delle Alpi italiane. *Mem. Soc. Ital. d. Sc. Nat. e del Mus. civ. di St. Nat. d. Milano*, 9, n° 1, 1918, p. 1-164, pl. 1-11.
- 1922 — Materiali per lo studio della fauna tunisina raccolti da G. e L. Doria — Ditteri. *Ann. Mus. civ. Stor. Nat. Genova*, 50 (ser. 3, 10), (1921-26) 1922, p. 97-139.
- 1924 — Missione del Dr. E. Festa in Cirenaica. XI. Ditteri di Cirenaica. *Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Torino*, 39, n° 18, 1924, p. 1-26.
- 1925a — Some *Tachinidae* of economic importance from the Federated Malay States. *Bull. ent. Res.*, 26, 1925, p. 113-123.
- 1925b — Materiali per una fauna dell'Archipelago Toscano. XVIII. Ditteri del Giglio. *Ann. Mus. civ. Stor. Nat. Genova*, 50 (ser. 3, 10), (1921-26), 1925, p. 291-354.
- BEZZI (Mario) & DE STEFANI (T.) — 1897 — Enumerazione dei Ditteri fino ad ora raccolti in Sicilia. *Natural. sicil.*, n. s., 2, 1897, p. 25-72.
- BIGOT (Jacques Marie Franglle) — 1878 — Diptères nouveaux ou peu connus. — XIII: Genres *Ocyptera* (Latr.), *Ocypterula*, *Exogaster* (Rond.). *Ann. Soc. ent. Fr. sér. 4, 8*, 1878, p. 40-47.
- 1880 — Diptères nouveaux ou peu connus. 13^e partie — XX: Quelques diptères de Perse et du Caucase. *Ibid.*, sér. 5, 10, 1880, p. 139-154.
- BIGOT (Louis) — 1959 — Notes entomologiques et biogéographiques sur l'île de Corse. *Vie et Milieu*, 9 (1958), 1959, p. 361-378.
- BILIOTTI (Émile) — 1956 — Biologie de *Phryxe caudata* Rondani (Dipt. Larvaevoridae) parasite de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr.*, 34, 1956, p. 50-66, fig. texte 1-2, pl. I-III.
- 1958a — Réaction de l'hôte au parasitisme par les larves de Tachinaires. *C. R. Acad. Sc.*, 247, 1958, p. 1241-1243.
- 1958b — Eléments de la spécificité parasitaire chez les Tachinaires. *Xth int. Congr. Ent.*, Montréal 1956, Proc., 4, 1958, p. 751-757.
- BILJOTTI (Émile) & VAGO (Constantin) — 1961 — Caractères de l'« enkystement » des larves de *Tachinidae* dans les chenilles de Lépidoptères. *C. R. Acad. Sc.*, 251, 1961, p. 3330-3332, fig. 1-4.
- BLAINVILLE (H. M. DUCROTAY de —) — Voir ROBINEAU-DESVOIDY, 1826.
- BLANCHARD (Everard E.) — 1942 — Nuevos Dipteros e Himenopteros parasitos de la Republica Argentina. *Rev. Soc. ent. Argent.*, 11, 1942, p. 340-379.
- BOHEMAN (Carl Heinrich) — 1829 — Observationer rörande några Insecters Metamorphose. *Vetensk. Acad. Handlingar f. 1828*, Stockholm 1829, p. 164-166 (en suédolois).
- BONHAO (Phillip F.) — 1955 — Histochemical studies of the ovarian nurse tissues and oocytes of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Journ. of Morphol.*, 96, 1955, p. 381-439 (incl. pl. 1-14 = fig. 1-31).
- BONHAG (Phillip F.) & WICK (James R.) — 1953 — The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera: Lygaeidae). *Ibid.* 93, 1953, p. 177-283 (incl. pl. 1-26 = fig. 1-68).
- BONNEMAISON (L.) — 1952 — Morphologie et biologie de la punaise ornée du chou (*Eurydema ventralis* Kol.). *Ann. des Epiphylls* (= *Ann. Inst. nat. Rech. agron.*, sér. C), 1952, p. 127-272, fig. 1-109.
- BONSDORFF (E. J.) — 1866 — Finlands Tvåvingade Insekter (Diptera), förtecknade, och i korthet beskrifne. — Andra Delen. *Bidrag till Kännedom af Finlands Natur och Folk*, utgifna af Finska vetensk. Soc., 7, Helsingfors 1866, p. 1-vi + 1-306, 1 pl. (en suédolois).
- BOSELLI (Francesco B.) — 1932 — Studio biologico degli Emitteri che attaccano le nocciuole in Sicilia. *Boll. Labor. Zool. gen. e agrar.*, r. *Islit. sup. agrar. Portici*, 26, 1932, p. 142-309, fig. 1-52, pl. 1-2.

- BRANCSIK (Károly) - 1910 - Trencsénvármegyében talált Diptérák felsorolása. [Aufzählung der im Trencsener Comitáte aufgefundenen Dipteren]. *A Trencsénvárm. termész. egyl. 1908-1910 Évkönyve* [Jahresh. d. naturw. Ver. des trencsener Comitates, 1908-1910], Jg. 31-33, Trencsén 1910, p. 127-158 (en magyar).
- BRANDENBUNO (Jürgen) - 1953 - Der Parasitismus der Gattung *Stylops* an der Sandbiene *Andrena vaga* Pz. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 15, 1953, p. 457-475, fig. 1-6.
- - 1955 - Corpora allata, Gonaden und Stylopisation. *Naturwissenschaften*, 42, 1955, p. 260-261.
- - 1956 - Das endokrine System des Kopfes von *Andrena vaga* Pz. (Ins. Hymenopt.) und Wirkung der Stylopisation (*Stylops*, Ins. Strepsipt.). *Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere*, 45, 1956, p. 343-364, fig. 1-13.
- BRÄUER (Friedrich) - 1883 - Die Zweiflügler des kaiserlichen Museums zu Wien. III: Systematische Studien auf Grundlage der Dipteren-Larven nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. *Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien; Math. naturw. Classe*, 47, Abt. 1, 1883, p. 1-100, pl. I-V.
- BRÄUER (Friedrich) & BERGENSTAMM (Julius Edlen von —) - 1889 - *Id. IV: Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa* (exklusive Anthomyiidae), Pars I. *Ibid.*, 56, Abt. 1, 1889, p. 69-180, pl. 1-XI.
- - 1893 - *Id. VI: Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa* (exklusive Anthomyiidae), Pars III. *Ibid.*, 60, Abt. 1, 1893, p. 89-240.
- - 1894 - *Id. VII: Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa* (exklusive Anthomyiidae), Pars IV. *Ibid.*, 61, Abt. 1, 1894, p. 617-624.
- BRINDLEY (Maud D.) - 1939 - Observations on the life history of *Euphorus pattipes* (Curtis) (Hym. Braconidae), a parasite of Hemiptera-Heteroptera. *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A*, 14, 1939, p. 51-56, fig. 1-5.
- BRISTOWE (W. S.) - 1948 - Notes on the habits and prey of twenty species of british hunting wasps. *Proc. linn. Soc. London*, 160, 1948, p. 12-37, fig. 1-6.
- BROMLEY (Stanley Willard) - 1934 - The robber flies of Texas (*Diptera Asilidae*). *Ann. ent. Soc. America*, 27, 1934, p. 74-113 (incl. pl. 1-11).
- BROOKS (A. R.) - 1945a - A revision of the north american species of the *Phasia* complex (*Diptera, Tachinidae*). *Scientific Agriculture*, 25, 1945, p. 647-679 (incl. pl. I-IV = fig. 1-28).
- - 1945b - A revision of the north american species of the *Rhodogyne* complex (*Diptera, Larvaevoridae*). *Canad. Entom.*, 77, 1945, p. 218-230 (incl. pl. X-XI = fig. 1-21).
- BRYAN (E. H. jr) - 1934 - A review of the hawallian *Diptera*, with descriptions of new species. *Proc. haw. ent. Soc.*, 5, n° 3 (1933), 1934, p. 399-468.
- BUTLER (Edward Albert) - 1923 - A biology of the british *Hemiptera Heteroptera*. 1 vol. in-8, London (H. F. & G. Witherby), 1923, p. i-viii + 1-682, pl. 1-VII, 53 text-fig. non numérotées.
- CAPFREY (D. J.) & BARRER (Geo W.) - 1919 - The grain bug. *U. S. Dept. Agric., Bull.*, n° 779, 1919, p. 1-35, fig. 1-13.
- CAPELOUTO (Reuben) - 1949 - Some studies on the parasitic relationship between the feather-legged Tachina-fly, *Trichopoda pennipes* Fab. and the southern green stink-bug, *Nezara viridula* Linné. *Journ. Newell ent. Soc.*, 4, 1949, p. 31-33, fig. 1.
- CARAYON (Jacques) - 1948 - Dimorphisme sexuel des glandes odorantes métathoraciques chez quelques Hémiptères. *C. R. Acad. Sc.*, 227, 1948, p. 303-305, fig. 1-3.
- - 1950 - Nombre et disposition des ovarioles dans les ovaires des Hémiptères-Hétéroptères. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2° sér., 22, 1950, p. 470-475.
- - 1951 - Les organes génitaux mâles des Hémiptères *Nabidae*. Absence de symbiotes dans ces organes. *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A*, 26, 1951, p. 1-10, fig. 1-3.
- CAULLERY (Maurice) - 1922 - Le Parasitisme et la Symbiose. 1 vol. in-12, Paris (Encyclopédie Scientifique, G. Doin), 1922 (1^{ère} édition), 400 p., fig. 1-53.
- ČEPELAK (Jiří) - 1952 - II. Příspěvek k poznání českých kuklí (*Diptera, Larvaevoridae*). [I^o Contribution à la connaissance des Tachinales tchèques]. *Časopis česk. Společn. ent.*, 49, 1952, p. 169-180 (en tchèque, résumés français et russe).
- - 1955 - Příspěvek k poznání slezských kuklí (*Diptera Larvaevoridae*). [Beitrag zur Kenntnis der schlesischen Raupenfliegen]. *Průrodověd. Sborník Ostravak. Kraje* [Acta rerum natur. district. Ostravensis], 16 (2), 1955, p. 222-233, fig. 1-8 (en tchèque, résumés russe et allemand).

- - 1958 - II. Příspěvek k poznání slezských kuklí (*Dipt. - Tachinoidea*). [II. Beitrag zur Kenntnis der schlesischen Raupenfliegen]. *Ibid.*, 19 (1), 1958, p. 136-141 (en tchèque, résumé allemand).
- - 1961 - Príspevok k poznaniu kuklí (*Larvaevoridae* *Diptera*) Slovenska. [Beitrag zur Kenntnis der Raupenfliegen (*Larvaevoridae*, *Diptera*) in der Slowakei]. *Biologické Práce, ed. Sekc. biol. a lek. Vied, Slov. Akad. Vied* [Blot. Arbeiten, Sekl. biol. u. med. Wissensch., Slov. Akad. d. Wissensch.], 7 (10), 1961, p. 27-57, fig. 1-2 (en slovaque, résumés russe et allemand).
- CHAMPY (Christian) - 1924 - Les caractères sexuels considérés comme phénomènes de développement et dans leurs rapports avec l'hormone sexuelle. 1 vol. in-8, Paris (Doin), 1924, 376 p., 7 pl. h. t., text.-fig. 1-160.
- CHITTENDEN (F. H.) - 1899 - Some insects injurious to garden and orchard crops. *U. S. Dept. Agric., Bur. of Ent., Bull., N. S.*, 19, 1899, p. 1-99, fig. 1-20.
- CHOLODKOVSKY (Nicolas Alexandrovitch) - 1884 - Ueber eine am Tracheensysteme von *Carabus* vorkommende *Tachina*-Art. *Zool. Anzeiger*, 7, 1884, p. 316-319.
- CLANCY (Donald W.) - 1946a - Natural enemies of some Arizona Cotton insects. *Journ. econ. Ent.*, 39, 1946, p. 326-328.
- - 1946b - The insects parasites of the *Chrysopidae* (*Neuroptera*). *Univ. of Calif., Publ. in Ent.*, 7, 1946, p. 403-496, fig. 1-40.
- CLARK (D. J.) - 1958 - *Gymnosoma* (*Slytogygmonyia*) *nileus* Meig. (*Diptera*, *Tachinidae*) new to Britain. *The Entomologist*, 91, 1958, p. 100.
- CLAUSEN (Curtis P.) - 1940 - Entomophagous insects. 1 vol. in-8, New York (Mc Graw Hill), 1940, x + 688 p., fig. 1-257.
- - 1956 - Biological control of insect pests in the continental United States. *U. S. Dept. Agric., Techn. Bull.*, n° 1139, 1956, p. i-vi + 1-151, fig. 1.
- CLAUSEN (Curtis P.), JAYNES (H. A.) & GARDNER (T. R.) - 1933 - Further investigations of the parasites of *Popillia japonica* in the Far East. *Ibid.*, n° 366, 1933, p. 1-58, fig. 1-18.
- CLAUSEN (Curtis P.), KING (J. L.) & TERANISHI (Cho) - 1927 - The parasites of *Popillia japonica* in Japan and Chosen (Korea) and their introduction into the United States. *U. S. Dept. Agric., Bull.*, n° 1429, 1927, p. 1-55, fig. 1-35, pl. 1.
- CODINA (Ascasio) - 1912 - Dipteros de Cataluña. 1^o Serie. *Bulletin Instil. catal. d'Hist. Nat.*, 2^a Epoca, An. 9, Barcelona 1912, n° 6, p. 87-99, n° 7, p. 114-121, n° 8, p. 130-137, n° 9, p. 165-170 (en espagnol).
- - 1914 - Sobre Dipteros catalanes. Nota II. *Ibid.*, 11, 1914, p. 159-161 (en espagnol).
- - 1915 - Sobre Dipteros catalanes. Nota III. *Ibid.*, 12, 1915, p. 9-11 (en espagnol).
- CODREANU (Radu) - 1939 - Recherches biologiques sur un Chironomide *Symbiotadidius rhithrogenae* (Zavr.), ectoparasite « cancérogène » des *Ephémères* torrenticoles. *Arch. Zool. exper. et gén.*, 81 (1), 1939, p. 1-283, fig.-texte i-xxxiv, pl. I-XII (= fig. 1-131).
- COLE (Franck R.) - 1927 - A study of the terminal abdominal structure of male *Diptera* (two-winged flies). *Proc. Calif. Acad. Sc.*, ser. 4, 16, 1927, p. 397-499, fig. 1-287.
- COQUILLET (Daniel William) - 1895 - Notes and descriptions of *Tachinidae*. *Journ. N. Y. ent. Soc.*, 3, 1895, p. 49-58.
- - 1897 - Revision of the *Tachinidae* of America north of Mexico, a family of parasitic two-winged insects. *U. S. Dept. Agric., Diots. of Ent., Techn. Series*, n° 7, 1897, p. 1-156 (incl. Index corrigé).
- - 1910 - The type-species of the North American genera of *Diptera*. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 37 (n° 1719), 1910, p. 499-647 + 4 p. d'Errata non numérotées.
- CORBETT (G. H.) & MILLER (N. C. E.) - 1928 - A list of insects with their parasites and predators in Malaya. *The Malayan agricult. Journ.*, 16, n° 12, Kuala Lumpur, 1928, p. 404-424.
- - 1933 - A list of insects with their parasites and predators in Malaya. *Scientific Series, Dept. Agric., Straits Settlements a. Feder. Malay States*, n° 13, Kuala Lumpur 1933, p. 1-15 + introduction.
- CORTES (Raúl) - 1948 - Sobre algunos Taquinidos chilenos y sus huéspedes (*Dipl.*, *Tachinidae*). *Rev. Univ. (Univ. católica de Chile)*, 33, n° 1, 1948, p. 119-125 (= *Acad. Chilena Cienc. Nat.*, n° 13).

- COSTA (Achille) — 1858 — Ricerche entomologiche sopra i monti Partenii nel Principato ulteriore. Plaqueette In-8, Napoli 1858, 31 p. + 1 pl.
- — 1893 — Miscellanea entomologica. Memoria quarta. Contribuzione alla fauna entomologica della Tunisia. *Atti r. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, ser. 2, 5, n° 14, 1893, p. 1-30 + pl. IV.*
- COSTA-LIMA (Angelo da —) — 1935 — Um novo parasito endofago de *Mormidea poeila*. *O Campo, 1935 (Junho), p. 21-22, fig. 1-2.*
- — 1940 — Insetos do Brasil — 2° tomo: Hemipteros. Rio de Janeiro (Esc. Nac. de Agron., Série didática, N° 3), 1940, p. 1-351, fig. 219-446.
- COUPIN (Lucien) — 1941 — Contributions à l'étude des Tachinidés (Diptères) de Normandie. *Bull. Soc. Sc. Nat. Rouen, sér. 9, 74-75, (1938-39) 1941, p. 96-106.*
- COUTURIER (A.) — 1938 — Remarques sur la tendance au parasitisme de *Meigenia mutabilis* FALL. sur le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr., 26, 1938, p. 195-210.*
- CREIGHTON (J. T.) — 1936 — Report on cotton leaf-worm investigations in Florida including temperature and hibernation studies. *Journ. econ. Ent., 29, 1936, p. 88-94.*
- CUÉNOT (Lucien) — 1895 — Études physiologiques sur les Orthoptères. *Archives de Biologie, 14, 1895, p. 293-341, pl. XII-XIII.*
- CUMBER (R. A.) & HARRISON (R. A.) — 1959 — Preliminary flight records of *Diptera* taken with a modified Rothamsted light trap operated at Palaka. *New Zeal. Journ. Sc., 2, 1959, p. 237-239.*
- CUNHA MARQUES (Alberto Xavier da —) — 1945 — Carilogia comparada de alguns Hemipteros Heteropteros (Pentatomídeos e Coreídeos). *Mem. e Est. Mus. zool. Univ. Coimbra, n° 163, 1945, 106 p., 5 pl., text.-fig. 1-42.*
- CUNI y MARTORRELL (Miguel) — 1880 — Excursión entomológica y botánica á San Miguel del Fay, Arbuacias y cumbres del Monseny. *Anales Soc. esp. Hist. Nat., 9, 1880, 205-242.*
- CURRAN (C. Howard) — 1927 — Three new *Tachinidae* attacking injurious insects in Queensland. *Bull. ent. Res., 18, 1927, p. 165-187.*
- — 1933 — Studies in African *Tachinidae* (*Diptera*) — IV. *Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, 12, 1933, p. 158-168.*
- — 1934a — Review of the Tachinid genus *Calodexia* van der Wulp (*Diptera*). *Amer. Mus. Novit., n° 685, 1934, p. 1-21.*
- — 1934b — The African species of *Cylindromyia* Melgen (*Diptera Tachinidae*). *Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, 14, 1934, p. 121-142, pl. I-II.*
- — 1938 — New species and records of *Tachinidae* (*Diptera*). *Proc. linn. Soc. New South Wales, 63, 1938, p. 185-206, fig. 1-2.*
- — 1941 — African *Tachinidae* — III. *Amer. Mus. Novit., Nr 1111, 1941, p. 1-11.*
- CUTHBERTSON (Alexander) — 1934 — Biological notes on some *Diptera* in Southern Rhodesia. *Proc. Rhodesia scientif. Assoc., 35, 1934, p. 32-50.*
- — 1936 — Biological notes on some *Diptera* of Southern Rhodesia. *Occas. Pap. Rhod. Mus., Bulawayo, n° 5, 1936, p. 46-63.*
- — 1937 — Biological notes on some *Diptera* in Southern Rhodesia. *Trans. Rhodesia scientif. Assoc., 35, 1937, p. 16-34.*
- — 1938 — Biological notes on some *Diptera* in Southern Rhodesia. *Ibid., 36, 1938, p. 115-130, pl. I-11.*
- — 1939 — Biological notes on some *Diptera* in Southern Rhodesia. *Ibid., 37, 1939, p. 135-155 (incl. pl. I-III).*
- — 1941 — A preliminary list of *Tachinidae* of Southern Rhodesia. *Occas. Pap. nat. Mus. S. Rhodesia, n° 10, 1941, p. 5-19.*
- CUTHBERTSON (Alexander) & MUNRO (H. K.) — 1941 — Some records of Tachinid parasites and their insect hosts in Southern Africa. *Trans. Rhodesia scientif. Assoc., 38, 1941, p. 88-118.*
- CZERNY (Leander) & STROBL (Gabriel) — 1909 — Spanische Dipteren. III. Beitrag. *Vetr. k. k. zool. bot. Ges. Wien, 59, 1909, Abhandl. p. 121-301.*
- ČLÍŽEK (Karl) — 1906 — Beiträge zu einer Dipterenfauna Mährens. *Mittel. d. Kommissioni zur naturwissenschaftl. Durehforschung Mährens, Zool. Abt., Nr 6 = Zeitschr. d. mähr. Landesmus, Brno, 6, 1906, p. 182-234.*
- CZWAJLINA (Gustav) — 1893 — Neues Verzeichniss der Fliegen Ost- und West-Preussens. Plaqueette In-8, Königsberg (Bellage zum Osternprogram des Altstädtischen Gymnasiums, Progr. Nr 9), 1893, p. 1-2 (non paginées) + 1-34.

- DALMAN (Johann Wilhelm) - 1828 - Arsberättelse om nyare zoologiska Arbeten och Upptäckter, till Kongl. Vetenskaps-Academien afgifven den 31 mars 1828. Stockholm (K. Vet. Acad.), 1828, p. I-IV + 1-138 (en suédois).
- DARRESTE (Camille) - 1850 - Recherches sur la classification des Poissons de l'ordre des Plectognathes. *Ann. Sc. Nat., Zool., 3^e sér.* 14, 1850, p. 105-133.
- DE MEIJERE (J. C. H.) - 1900 - Matériaux pour l'étude des Diptères de la Belgique. *Ann. Soc. ent. Belg.*, 44, 1900, p. 37-46.
- - 1902 - Über die Prothorakalstigmene der Dipterenpuppen. *Zool. Jahrb., Abl. Anat.*, 15, 1902, p. 623-692, pl. XXXII-XXXV.
- - 1907-1950 - Eerste [Tweede... Achste] Supplement op de nieuwe Naamlijst van nederlandse Diptera [van 1898]. *Tijdschr. v. Ent.*, 50, 1907, p. 151-195, pl. 4; 59, 1916, p. 293-320; 62, 1920, p. 161-195; 71, 1928, p. 11-83; 75, 1935, p. 188-230; 82, 1939, p. 118-136; 87, 1944, p. 1-25; 92 (1949) 1950, p. 1-14, fig. 1-2 (en néerlandais).
- - 1917 - Studien über südostasiatische Dipteren. XIII. Ueber einige merkwürdigen javanischen Dipteren. *Ibid.*, 60, 1917, p. 238-251, fig. 1-5.
- - 1939 - Naamlijst van nederlandse Diptera afgesloten 1 april 1939. *Ibid.*, 82, 1939, p. 137-174 (en néerlandais).
- DE SARGER (H.) - 1942 - Les *Apanteles*, Hyménoptères Braconides parasites de Lépidoptères. *Bull. agricole Congo Belge*, 33, n° 2-3, 1942, p. 234-288, fig. 1-9 (incl. 2 pl. h. t.).
- DETHIER (V. G.) - 1957 - Chemoreception and the behavior of insects. *Survey of Biological Progress*, N. Y. (Acad. Press), 3, 1957, p. 149-183.
- DIETRICK (Everett J.) & VAN DEN BOSCH (Robert) - 1957 - Insectary propagation of the squash bug and its parasite *Trichopoda pennipes* Fabr. *Journ. econ. Ent.*, 50, 1957, p. 627-628.
- DOLÉIN (FRANZ) & KRICHENOW (Eduard) - 1953 - Lehrbuch der Protozoenkunde. Eine Darstellung der Naturgeschichte der Protozoen mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen und pathogenen Formen. 1 vol. in-8, Jena (Gustav Fischer), 1953 (6^e éd.), VIII + 1214 p., fig. 1-1151.
- DOZINA (H.L.) - 1926 - Annual Report of the Division of Entomology / Informe Anual de la Sección de Entomología, 1924-1925. *Ann. Rep. of the insular experim. Station of the Departm. of Agric. and Labor. of Porto-Rico* / Informe anual de la Estación exper. insular del Departam. de Agric. y Trabajo de Puerto-Rico, 1924-1925, San Juan P.R., 1926, édit. anglaise p. 115-124, édit. espagnole p. 121-129 (cité d'après l'édit. espagnole).
- DRAKE (Carl J.) - 1920 - The southern green stink-bug in Florida. *Quart. Bull. Florida State Plant Board*, 4, 1920, p. 41-94, fig. 6-38.
- DUDA (Ladislav) - 1885 - Beiträge zur Kenntniss der Hemipteren-Fauna Böhmens. 2. Fortsetzung. *Wien ent. Zeitung*, 4, 1885, p. 99-100.
- DUFOUR (Léon) - 1827 - Mémoire pour servir à l'histoire du genre *Ocyptera*. *Ann. Sc. Nat.*, 10, 1827, p. 248-260 + Atlas pl. XI.
- - 1833 - Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle et à la classification de ces insectes. *Mém. présentés par divers savants [étrangers] à l'Acad. r. des Sc., Se. math. et phys.*, 4, 1833, p. 131-461, pl. I-XIX (= fig. 1-203).
- - 1848 - Note pour servir à l'histoire des métamorphoses du genre *Phasia* (séance du 22 novembre 1848). *Ann. Soc. ent. Fr.*, 2^e sér., 6, 1848, p. 427-428 [et *Bull. Soc. ent. Fr.*, 2^e sér. 6, 1848, p. LXXXIX].
- - 1851a - Mélanges entomologiques. - 6^e Sur une *Hyalomyia* née des entrailles du *Brachyderes tusitanus*. *Ibid.*, 2^e sér., 9, 1851, p. 63-67 [et *Ibid.*, 2^e sér., 8, 1850, p. L].
- - 1851b - Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces insectes. *Mém. présentés par divers savants [étrangers] à l'Acad. des Sc., Se. math. et phys.*, 11, 1851, p. 171-360, pl. I-XI (= fig. 1-144).
- DULAC (Albert) - 1936 - Tachinides des environs du Creusot. *Bull. Soc. Hist. Nat. Creusot*, 4, 1936, p. 75-80.
- - 1953 - Tachinides des environs du Creusot (Deuxième note). *Bull. (trimestr.) Union Soc. fr. Hist. Nat.*, n° 15, 1953, p. 65-70.
- DUPUIS (Claude) - Contributions à l'étude des PHASINAE cimicophages.
- - *Contr. I* - 1947 - Insectes parasites nouveaux de *Palomna prasina* L. (Hémiptères Pentatomides) à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 21, n° 5-6, (1946) 1947, p. 302-330, fig. 1-11.

- *Contr. II* - 1947 - Observations sur les *Phasiinae* cimicophages. *Feuille d. Naturalistes, Bull. N. P., n. s. 2*, 1947, p. 79-80.
- *Contr. III* - 1948 - Nouvelles données biologiques et morphologiques sur les Diptères *Phasiinae* parasites d'Hémiptères Hétéroptères. [Données biologiques]. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 22, n° 3-4, (1947) 1948, p. 201-232, fig. 1.
- *Contr. IV* - 1948 - Nouvelles données biologiques et morphologiques sur les Diptères *Phasiinae* parasites d'Hémiptères Hétéroptères. [Données morphologiques]. *Ibid.*, 22, n° 5-6, (1947) 1948, p. 397-441, fig. 2-36.
- *Contr. V* - 1948 - Remarques sur le mode de spécificité parasitaire des *Phasiinae* (Diptères *Larvaevoridae*). *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 52, 1948, pp. 130-140.
- *Contr. VI* - 1949 - Notes synonymiques et systématiques sur les *Phasiinae* (Diptères *Larvaevoridae*). *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 21, 1949, p. 243-247, 553-557.
- *Contr. VII* - 1949 - Observations biologiques sur les parasites d'Hémiptères-Hétéroptères à Richelieu (Indre-et-Loire) en 1946, 1947, 1948. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 24, 1949, p. 211-242.
- *Contr. VIII* - 1949 - Notes biologiques et de morphologie larvaire sur la sous-tribu *Allophorina*. *Ibid.*, 24, 1949, p. 503-546, 26 + 3 fig.
- *Contr. IX* - 1949 - Types morphologiques des larves de *Phasiinae* cimicophages (Diptères *Larvaevoridae*). *XIII^e Congr. int. Zool., Paris 1943, C. R.*, 1949, p. 472-473.
- *Contr. X* - 1950 - * Le mimétisme offensif * des *Allophora* et *Gymnosoma*. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 84, 1950, p. 194-206.
- *Contr. XI* - 1950 - Notes synonymiques et systématiques (Note 4: Esquisse systématique de la sous-tribu *Ectophasilina* et diagnose d'un genre nouveau à propos d'une espèce mal connue de C. Rondani). *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 22, 1950, p. 590-595.
- *Contr. XII* - 1954 - Note préliminaire sur *Strawinskomyia* (n. g.) *costata* (Panzer 1801). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 76, 1951, p. 129-137, fig. 1.
- *Contr. XIII-XIV* - 1952 - Contributions XIII et XIV à l'étude des *Phasiinae* cimicophages (Diptères *Larvaevoridae*). *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 27, 1952, p. 329-338.
- *Contr. XV* - 1953 - Données sur les *Leucostomatina* et, en particulier, *Leucostoma anatis* (Meigen) s. str. *Ibid.*, 28, 1953, p. 64-97, fig. 1-20 + pl. 1-11.
- *Contr. XVI* - 1954 - Variations convergentes ou comparables de certains caractères imaginiaux; signification taxonomique différente de ces variations selon les lignées. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 78, n° 5-6, (1953) 1954, p. 414-420. [également sous forme résumée in *XIVth Int. Congr. Zool., Copenhagen 1953, Proc.*, 1956, p. 474-475].
- *Contr. XVII* - 1954 - Observations et expériences pour l'interprétation d'infestations naturelles d'imagos mâles d'*Ectophasia* par des larves 1 de leur propre espèce (Diptera *Larvaevoridae*, subfam. *Phasiinae*). *C. R. Acad. Sci.*, 239, 1954, p. 836-838.
- *Contr. XVIII* - 1956 - Une espèce méconnue nouvelle pour la faune française, *Hyalomyia barbifrons* (Girschner 1887). *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P., n. s. 11*, fasc. 4, (1955) 1956, p. 89-93.
- *Contr. XIX* - 1957 - Étude de *Cylindromyia pilipes* (Lw) s. str. *Ibid.*, n. s. 13, 1957, p. 9-22.
- *Contr. XX* - 1957 - Développement expérimental de larves de *Phasiinae* (Diptera *Larvaevoridae*) chez un hôte non spécifique. *C. R. Acad. Sci.*, 245, 1957 p. 1579-1580.
- *Contr. XXI* - 1957 - Notes taxonomiques et biologiques diverses. *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P., n. s. 13*, 1957, p. 71-79.
- *Contr. XXII* - 1958 - Dates de publication des Diptères du Turkestan de Loew; cas particulier du genre *Apositrophus* Loew 1871. *Beitr. z. Ent.*, 8, 1958, p. 692-696 (résumés allemand et russe).
- *Contr. XXIII* - 1960 - Expériences sur l'oviparité, le comportement de ponte et l'incubation chez quelques Diptères *Phasiinae*. *C. R. Acad. Sci.*, 250, 1960, p. 1744-1746.
- *Contr. XXIV* - 1961 - Les *Gymnosoma* ouest-paléarctiques (à l'exclusion du groupe de *costata* Pz.). *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P., n. s. 16*, fasc. 3 (1960), 1961, p. 69-75.

- DUPUIS (Claude) - 1947 - Caractères sexuels des larves et nymphes des Hémiptères-Hétéroptères. *Feuille d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. 2, 1947, p. 33-37, fig. 1-2.
- - 1948 - Notes faunistiques sur quelques Orthoptères français. I-II. *Ibid.*, n. s. 3, 1948, p. 41-46, 53-56.
- - 1949 - Notes à propos des *Eurygaster* (Hémipt. Pentatomoidea, fam. Scutelleridae) - Systématique, Biologie, Parasites. *L'Entomologiste*, 4, fasc. 5-6, (1948) 1949, p. 202-205.
- - 1950 - Origine et développement des organes génitaux externes des mâles d'insectes. *L'Année Biologique*, 3^e sér., 26, 1950, p. 21-36.
- - 1951a - Les insectes parasites entomophages. *Feuille d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s., 6, 1951, p. 45-54.
- - 1951b - Allochromie liée aux modifications du métabolisme chez des Hémiptères des genres *Dolycoris* et *Carpocoris*. *C. R. Acad. Sc.*, 232, 1951, p. 262-264.
- - 1952a - Notes, remarques et observations diverses sur les Hémiptères. Première série : notes I-IV. *Feuille d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. 7, 1952, p. 1-4.
- - 1952b - Notes, remarques et observations diverses sur les Hémiptères. Deuxième série : note V. *Ibid.*, n. s. 7, 1952, p. 73.
- - 1952c - Sur une larve d'Hyménoptère Braconide parasite de Pentatomides (*Hem. Heteroptera*). *IXth Int. Congr. Ent., Amsterdam 1951, Trans.*, 1, 1952, p. 539-540.
- - 1953a - Les *Rhopalidae* de la faune française (*Hemiptera Heteroptera*). Caractères généraux. Tableaux de détermination. Données monographiques sommaires. *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s., 8, 1953, p. 67-82, fig. 1-42.
- - 1953b - Notes, remarques et observations diverses sur les Hémiptères. — Troisième série : notes VI-VIII. *Ibid.*, n. s. 8, 1953, p. 25-29.
- - 1955a - Les génitalia des Hémiptères Hétéroptères (Génitalia externes des deux sexes; voies ectodermiques femelles). Revue de la morphologie. Lexique de la nomenclature. Index bibliographique analytique. *Mém. Mus. nat. Hist. Nat. sér. A : Zool.*, 6, 1955, p. 183-278, fig. 1-17.
- - 1955b - Les sources bibliographiques de l'Entomologiste. Première partie : Bibliographies de bibliographies, Bibliographies rétrospectives et courantes, Sources diverses, Bibliographies des ordres d'insectes. *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. 10 (suppl. 1954), 1955, p. 77-112.
- - 1956 - Titres et Travaux Scientifiques. 1 brochure polycopiée, hors commerce. in-4^e. Paris, mars 1956, 32 p.
- - 1959 - Notes, remarques et observations diverses sur les Hémiptères. — Quatrième série : notes IX-XII. *Cahiers d. Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. 16, 1959, p. 45-52, fig. 1-4.
- - 1960 - « Biologie der westpaläarktischen Raupenfleger » (*Diptera Tachnidae*). Compte-rendu analytique de l'ouvrage de B. Herting (1960). *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 36, 1960, p. 446-454.
- - 1961 - [Hétéroptères hôtes de Phasiinae et Phasiinae parasites d'Hétéroptères observés à Richelieu, Indre-et-Loire] in Station expérimentale de Parasitologie de Richelieu (Indre-et-Loire), contribution à la faune parasitaire régionale [Rédacteur R. Ph. DOLLÉUS] - *Ibid.*, 36, 1961, p. 253-256, 330-333.
- ECKSTEIN (Fritz) - 1922 - Abwehr gegen Tachninenfektion. Vorläufige Mitteilug. *Centr.-Bl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infekt.-Kr.* 57, Abt. II, 1922, p. 61-69, fig. text. 1-3, 1 pl.
- - 1930 - Ein Beitrag zur experimentellen Parasitologie der Insekten (Erste Mitteilung). *Zellsehr. f. Parasitenk.*, 2, 1930, p. 571-582, fig. 1-6.
- EDER (Roberta) - 1940 - Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integumentes. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Physiol.*, 60, 1940, p. 203-240, fig. 1-8.
- EODEN (Johann) - 1855 - [Bericht über eine Ende Juli 1855 im dipterologischen Interesse... unternommenen Exeursion an den Neusiedler-See]. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 6, 1855, *Sitz.-Ber.*, p. 74-76.
- - 1860 - Beschreibung neuer Zweiflügler (Fortsetzung). *Ibid.* 10, 1860, *Abhandl.*, p. 795-802.
- EMDEN (F. I. VAN —) - Voir VAN EMDEN.
- ENDERLEIN (Günther) - 1929 - Entomologia canaria. IV. *Wien. ent. Zeitung*, 46, 1929, p. 95-109.
- - 1934 - Entomologische Ergebnisse der deutsch-russischen Alai-Pamir Expedition, 1928 (III) - 1. *Diptera. Deutsche ent. Zellsehr.*, Jg 1933, 1934, p. 129-146, fig. 1-3.

- - 1936 - Zweiflügler, *Diptera*. In: Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig, 6, 1936, III. Th., 2. Lief, 259 p., fig. 1-317.
- ENOEL (Herbert) - 1938 - Beiträge zur Flora und Fauna der Binnendüne bei Bellingchen (Oder). *Märkische Tierwelt*, 3, 1938, p. 229-294, fig. 1-15.
- FABRE (Jean Henri) - 1879 - Souvenirs entomologiques. I vol. in-8, Paris (Delagrave), 1879, p. 1-324.
- - 1886 - Souvenirs entomologiques. — Troisième série. I vol. in-8, Paris (Delagrave), 1886, p. 1-433.
- FABRICIUS (Johann Christian) - 1775 - Systema entomologiae... I vol. in-8, Flensburgi et Lipsiae, 1775, p. 1-832.
- - 1794 - Entomologia systematica emendata et aucta. Tom. IV. I vol. in-8, Hafniae 1794, p. (1-6) + 1-472 + index generum.
- - 1798 - Supplementum entomologiae systematicae. I vol. in-8, Hafniae, 1798, p. (1-11) + 1-572.
- - 1805 - Systema antilatorum. I vol. in-8, Brunsvigae, 1805, p. 1-373 + 1-30.
- FALLÉN (C. F.) - 1820a - *Diptera Succiae*, vol. II, [Fam. 13 Rhizomyzidae]. in-8, Lund 1820, p. 1-10.
- - 1820b - *Diptera Succiae*, vol. II, [Fam. 14 : Muscides, part. 2]. in-8, Lund 1820, p. 13-24.
- FEDOTOV (Dimitri Mikhaïlovitch) - 1944 - Relations between *Eurygaster integriceps* and *Phasitidae* flies parasitic of the bug and *Phasitidae* as a mean for controlling it. *C. R. Acad. Sc. URSS*, n. s. 43, 1944, p. 134-136 (en anglais).
- - 1946 - On functional changes in the imago of *Eurygaster integriceps* Put. *Zoologitscheskii Zhurnal*, 25, 1946, p. 245-250 (en russe, résumé anglais).
- - 1947a - [Observations sur les Interrelations d'*Eurygaster integriceps* et de ses *Phasitinae* parasites et considérations sur l'utilisation de ceux-ci dans la lutte contre cette punaise]. *Vriednata Tsherepashka* (édit. Ak. Nauk SSSR), 2, 1947, p. 49-66, fig. 1-18 (en russe).
- - 1947b - [Modifications de l'état interne de l'imago d'*Eurygaster integriceps* Put. au cours de l'année]. *Ibid.*, 1, 1947, p. 35-80, fig. 1-7 (en russe).
- FEDOTOV (Dimitri Mikhaïlovitch) & BORCHAROVA (O. M.) - 1950 - [Action d'une préparation de DDT sur *Eurygaster integriceps*]. *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 75, 1950, p. 587-590, fig. 1-2 (en russe).
- - 1952 - [Modifications de l'état morpho-fonctionnel d'*Eurygaster integriceps* sous l'action d'une préparation de DDT]. *Zoologitscheskii Zhurnal*, 31, 1952, p. 528-537, fig. 1-4 (en russe).
- - 1955 - [Dépendance de l'état morpho-fonctionnel d'*Eurygaster integriceps* des conditions de vie]. *Vriednata Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 3, 1955, p. 7-67, fig. 1-25 (en russe).
- FEDTCHENKO (A. P.) - 1868 - [Matériaux pour l'entomologie des gouvernements de l'arrondissement scolaire de Moscou. Livraison 1 : Diptères]. *Izvestia Imper. Obshch. Ioubil. estest., antrop. i. ethnogr.* [Mem. Soc. imp. des Naturalistes, Anthrop. et Ethnogr.] Moscou, 6, livr. 1, 1868, p. 1-191 (en russe).
- FEDTCHENKO (B. A.) - 1891 - Dipterologische Beiträge. I. *Diptera* aus der Umgegend von Trepawo. *Ent. Nachrichten*, 17, 1891, p. 177-188, 194-206.
- - 1892 - *Diptera*. - In DWIGOUSSKY (I. A.), *Primitifae faunae Mosquensis*. 2^e édit. II^e Congr. int. Zool., Moscou 1892, Supplément, p. 83-99.
- FÉRON (Michel) - 1962 - L'instinct de la reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (*Dipt. Trypetidae*). Comportement sexuel - Comportement de ponte. *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr.*, 41, 1962, p. 1-129, fig. 1-40.
- FERRON (Charles) - 1902 - Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 2^e série. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 71, 1902, p. 499-531, pl. IV.
- - 1911 - Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 7^e série. *Ibid.*, 80, 1911, p. 351-412.
- FINCK (E. von —) - 1939 - Untersuchungen über die Lebensweise der Tachine *Parasitigena segregata* Rond. (= *Phorocera agilis* R. D.) in der Tominter Heide (1935) sowie einige Beobachtungen über Schlupfwespen. (Die Parasitierung der Nonne durch Insekten, Teil 1). *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 26, 1939, p. 104-142, fig. 1-14.
- FISHER (Roderick C.) - 1961 - A study in insect multiparasitism - II: The mechanism and control of competition for possession of the host. *Journ. exp. Biol.*, 35, 1961, p. 605-628, pl. 1, text-fig. 1-3.

- FONO (Norma) - 1922 - An undescribed planidium of *Perilomphus* from *Conocephalus* (Hym.). *Canad. Entom.*, 54, 1922, p. 199-204, fig. 1.
- FRANÇA (Carlos) - 1919 - L'insecte transmetteur de *Leptomonas Davidi* (Note préliminaire). *Bull. Soc. Path. exot.*, 12, 1919, p. 513-514.
- - 1920 - La flagellose des Euphorbes. *Ann. Inst. Pasteur Paris*, 34, 1920, p. 432-464, pl. XIII-XIV.
- FRAUENFELD (Georg Ritter von —) - 1856 - Beitrag zur Fauna Dalmatiens. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 6, 1856, *Abhandl.*, p. 431-448.
- - 1860 - Weiterer Beitrag zur Fauna Dalmatiens (*Dipter.*, *Neuropt.*). *Ibid.*, 10, 1860, *Abhandl.*, p. 787-794.
- FREY (Richard) - 1920 - Araberättelse rörande de entomologiska Samlingarna 1919-1920. [Rapport annuel sur les collections entomologiques pour 1919-20]. *Medd. Soc. Fauna Flora Fenn.*, 46, 1920, pp. 204-209 (en suédois).
- FRITSCH (Karl) - 1875 - Jährliche Periode der Insectenfauna von Oesterreich-Ungarn. I. Die Fliegen (*Diptera*). *Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math. naturwiss. Classe*, 34, Abt. 1, 1875, p. 33-114.
- GADEAU DE KERVILLE (Henri) - 1926 - Liste méthodique des animaux récoltés en Syrie par Henri Gadeau de Kerville. *Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Syrie (Avril-Juin 1908)*, Paris (J.-B. Baillière), 1926, t. 1, p. 55-161.
- - 1939 - Liste méthodique des invertébrés et des vertébrés récoltés en Asie Mineure par Henri Gadeau de Kerville. *Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Asie Mineure (Avril-Mai 1912)*, Paris (Lechevalier), 1939, t. 1, 1^{ère} partie, p. 67-146.
- GALICHET (P. F.) - 1956 - Quelques facteurs de réduction naturelle dans une population de *Dysdercus superstillosus* Fab. (*Hemiptera*, *Pyrrhocoridae*). *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr.*, 35, 1956, p. 27-49, fig. 1-3.
- GALLIARD (Henri) - 1935 - Recherches sur les Réduvidés hématophages, *Ithodius* et *Triatoma* (suite). *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 13, 1935, p. 401-423, fig. 10-24.
- GASCHEN (H. L.) - 1926 - Contribution à l'étude de la flagelliose des Euphorbiacées en Suisse. *Mem. Soc. vaud. Sc. Nat.*, 2, 1926, p. 317-351 + 1 pl. h. t., fig. 1-4.
- GATER (B. A. R.) - 1929 - An improved method of mounting mosquito larvae. *Bull. ent. Res.*, 19, 1928-29, p. 367-368.
- GERRINO (Q. A.) - 1956 - A method for controlled breeding of cotton stainers *Dysdercus* spp. (*Pyrrhocoridae*). *Ibid.*, 46, 1956, p. 743-746, fig. 1.
- GEOFFROY (Étienne Louis) - 1762 - Histoire abrégée des insectes qui se trouvent aux environs de Paris. Tome Second. in-4°, Paris (Durand), 1762 (1^{ère} édition), p. 1-890, pl. XI-XXII.
- GERHARDT (Paul Donald) - 1942 - The anatomy and biology of the bordered plant bug, *Euryglyphalmus cinctus californicus* Van Duzee, and its tachinid parasite. Master's thesis, University of California, Berkeley, deposited in the University library Jan. 1942, pp. 1-62 dactylographiées, fig. 1-20, pl. 1-11 (Consulté sur microfilm).
- GEROULD (John H.) - 1923 - Inheritance of white wing color, a sex-limited (sex-controlled) variation in yellow pierid butterflies. *Genetics*, 8, 1923, p. 495-551, + 2 dépl.
- GIRSCHNER (Ernst) - 1883 - Ueber *Hyalomyia Bonaparrea* Rond. und ihre in der Umgebung Meinings vorkommenden Varietäten. *Wien. ent. Zeitung*, 2, 1883, p. 144-146, 175-178.
- - 1886 - Ueber *Hyalomyia obesa* Fabr. *Ibid.*, 5, 1886, p. 1-6, 65-70, 103-107, pl. 1 (= fig. 1-12).
- - 1887 - Die europäischen Arten der Dipterenartung *Atophora*. *Zeitschr. f. d. gesamm. Naturw.*, 60 (ser. IV, 6), 1887, p. 375-426, pl. II.
- - 1888 - Dipteroologische Studien, XIV. Ueber die Artgrenze der *Phasia crassipennis* F. *Ent. Nachrichten*, 14, 1888, p. 225-235, fig. 1.
- - 1895 - Monatliche Anweisungen. *Diptera. Ent. Jahrbuch*, 4, 1895, p. 2-4, 10, 16, 24, 32-33, 40-41, 48-50, 58-60, 68, 76, 82.
- - 1897a - Ueber einige *Phasia*-formen. *Illust. Wochenschr. f. Ent.*, 2, 1897, p. 33-36, fig. 1-7.
- - 1897b - Nachtrag zu dem Artikel « Ueber einige *Phasia*-formen ». *Ibid.*, 2, 1897, p. 184.
- - 1903 - Der Dipteren-sammlet im August. *Insektenbörse*, 20, 1903, p. 251-252.
- GOIOANICH (Athos) - 1943 - Due sottogeneri di Mulsant per le forme stagionali di un Emittente Pentatomide. *Boll. Istit. di Ent. d. r. Univ. Bologna*, 15, 1943, p. 13-19, fig. 1-III.

- GOUREAU (Ch.) - 1862 - [Parasitisme simultané observé chez plusieurs insectes]. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 4^e sér., 2, 1862, *Bull.*, p. u-iii.
- GRANDI (Guldo) - 1926 - Contributi alla conoscenza della biologia e della morfologia degli Imenotteri melliferi e predatori. III. *Boll. Lab. Zool. gen. e agrar., r. Scuola sup. Agric., Portici*, 13, 1926, p. 269-326, fig. 1-xiii.
- 1929 - Contributi alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenotteri melliferi e predatori. IX. *Boll. Labor. Ent. r. Istit. sup. Agric. Bologna*, 2, 1929, p. 255-291, pl. VII-X.
- 1930 - Specificità ed eterogeneità delle vittime degli Imenotteri predatori. Specializzazione di comportamento delle femmine nidificanti e necessità dietetiche delle loro larve. (10^o Contributo alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenotteri melliferi e predatori). *Mem. d. r. Accad. d. Sc. dell'Istit. di Bologna, Classe di Sc. Fisiche - Sezione delle Sc. Naturali, serie VIII*, 7, 1929-1930, p. 76-80.
- GRANT (Verne) - 1950 - The flower constancy of bees. *Bol. Review*, 16, 1950, p. 379-398.
- GRASSÉ (Pierre P.) - 1924 - Les ennemis des Acridiens ravageurs français. *Rev. Zool. agric. appl.*, 23, 1924, p. 1-14, 45-53, 57-65; text.-fig. 1-12, pl. I (= fig. 1-13).
- 1925 - Notes sur les Orthoptères français. — Orthoptères observés dans le département de la Dordogne. *Feuille d. Naturalistes*, n^o 12, 1925, p. 20-25.
- GREENE (Charles T.) - 1921 - An illustrated synopsis of the puparia of 100 Muscoid flies (Diptera). *Proc. U. S. nat. Museum*, 60, art. 10 (n^o 2405), 1921, p. 1-39, pl. 1-20 (= fig. 1-99).
- 1934 - Tachinid flies with an evanescent fourth vein, including a new genus and five new species. *Proc. ent. Soc. Washington*, 36, 1934, p. 27-40 (incl. pl. 6-9 = fig. 1-37).
- GRIMSBAW (Percy H.) - 1901 - *Diptera*. In *Fauna Hawaiiensis*, vol. III, part 1, 1901, p. 1-77, pl. I-III.
- GROSS (Julius) - 1901 - Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 69, 1901, p. 139-201, pl. XIV-XV (= Inaugural Dissertation, Leipzig [Engelmann], 1900, p. 1-66, pl. XIV-XV).
- GRUHL (Kurt) - 1916 - Dipterentänze. *Zeitschr. f. wiss. Insekten-Biol.* 1916, p. 133-137, 158-163.
- GRZEGORZEK (Adalbert) - 1873 - Ueber die bis jetzt in der Sanderz Gegend, West-Galliziens, gesammelten Dipteren. *Verhandl. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 23, 1873, *Abhandl.* p. 25-36.
- GUÉRIN - MÉNEVILLE (Félix Édouard) - 1827 - [article « Oeypère »]. In : *Dictionnaire classique d'Hist. Nat.*, 12, 1827, p. 59-60.
- GUIGLIA (Delfa) - 1953 - Gli *Oxybelini* d'Italia (*Hymenoptera: Sphecoidea*). *Ann. Mus. civ. St. Nat. Genova*, 66, 1953, p. 55-158, fig. 1-xi.
- GUIGNON (J.) - 1924 - Les insectes parasites des plantes - Famille VI. Crucifères. *Bull. Assoc. Nat. Vallée Loing*, 7, 1924, p. 49-91.
- GULDE (Johannes) - 1921 - Die Wanzen (*Hemiptera Heteroptera*) der Umgebung von Frankfurt a. M. und des Mainzer Beckens. *Abhandl. senckenb. Naturf. Ges.*, 37, 1921, p. 329-503, fig. 1-7.
- HAASE (Erich) - 1893 - Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. 2. Theil : Untersuchungen über die Mimicry. *Bibliotheca Zoologica*, 3. Bd., H. 8, 2. Theil, 1893, p. 1-161.
- HADORN (E.) & WALKER (Ilse) - 1960 - *Drosophila* und *Pseudeucoila*. I. Selektionsversuche zur Steigerung der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den Parasiten. *Rev. suisse Zool.*, 67, 1960, p. 216-225, fig. 1-5.
- HALÁSZFY (Eva) - 1958 - Bemerkungen über einige Stadien der Larven von *Pentatomidea* in der zoologischen Abteilung des ungarischen National-Museums. *Sborník ent. Odd. národ. Mus. v Praze [Acta ent. Mus. nat. Pragae]*, 32, 1958, p. 545-566, fig. 1-40.
- HARGREAVES (H.) & TAYLOR (T. H. C.) - 1938 - Report on investigations of Cotton Stainers (*Dysdercus* spp.) for 1936. *Rep. Dept. Agric. Uganda*, 2 (1936-37), 1938, p. 9-32.
- HAWBOLDT (L.S.) - 1947 - *Bessa selecta* (Meigen) (*Diptera Tachinidae*) as a parasite of *Gilpinia hercyniae* (Hartig) (*Hymenoptera Diprionidae*). *Canad. Entom.*, 79, 1947, p. 84-104 (incl. pl. VIII-IX = fig. 1-30).
- HEIKERTINGER (Franz) - 1921 - Die Wespenmimikry oder Sphecoide. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 70, 1921, p. 316-385.

- HENDEL (Friedrich) — 1908 — Nouvelle classification des mouches à deux ailes (*Diptera* L.), d'après un plan tout nouveau par J. G. Meigen, Paris, An VIII (1800 v. s.) — Mit einem Kommentar herausgegeben von F. Hendel (Wien). *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 55, 1908, pp. 43-69.
- HENNIG (Willi) — 1941 — Verzeichnis der Dipteren von Formosa. *Ent. Behefte aus Berlin-Dahlem*, 8, 1941, p. 1-239, fig. 1-35.
- — 1952 — Die Larvenformen der Dipteren. Eine Uebersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügeligen Insekten. 3. Teil. In-8, Berlin (Akad. Verlag), 1952, I-VII + 1-628 p., fig.-texte 1-338, pl. in texte 1-XXI.
- HERTING (Benno) — 1957a — Die Raupenfliegen (Tachniden) Westfalens und des Emslandes. *Abhandl. aus d. Landesmus. f. Naturkunde zu Münster in Westf.*, 19 Jg., 1957, p. 1-40.
- — 1957b — Das weibliche Postabdomen der ealyptraten Fliegen (*Diptera*) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. *Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere*, 45, n° 5 (1956), 1957, p. 429-461, fig. 1-21.
- — 1958 — Tachniden (*Dipt.*) von den Kapverdischen und Kanarischen Inseln. *Comment. biol. Soc. Sc. fenn.*, 18, n° 7, 1958, p. 1-7.
- — 1960 — Biologie der westpalaarktischen Raupenfliegen, *Dipt. Tachinidae*. *Monogr. zur angew. Ent., Behefte zur Zeitschr. f. angew. Ent.*, Nr 16, 1960, 188 p., fig. 1-12.
- HESSE (Erich) — 1927 — Entomologische Mitteilungen II. *Zeitschr. f. wiss. Insekten-Biol.*, 1927, p. 19-30.
- HEYSCHKO (A.) — 1908 — Ueber den Insektenbesuch bei einigen *Vicia*-Arten mit extrafloralen Nektarien. *Wien. ent. Zeitung*, 27, 1908, p. 299-305.
- HEYDEN (C. H. G. von —) — 1843 — [Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Diptereengattungen *Peuthelria*, *Gymnosoma* und *Mycopaj*]. *Amtlicher Bericht über die (20.) Versammlung d. Gesellsch. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte (zu Mainz im September 1842)*, Mainz 1843, p. 208-209.
- HOBBS (B. M.) — 1931 — The British species of *Asilidae* (*Diptera*) and their prey. *Trans. ent. Soc. of the S. of England*, n° 6 (1930), 1931, p. 1-42.
- HOCKING (Brian) — 1953 — The intrinsic range and speed of flight of insects. *Trans. r. ent. Soc. London*, 104, 1953, p. 223-346, pl. I-VI, text-fig. 1-29.
- HOLLANDER (A. Ch.) — 1920 — La formation du pigment noir (mélanine) au cours de la phagocytose chez les Insectes. *C. r. hebdom. Soc. Biol.*, 83, 1920, p. 726-727.
- HORI (Katsushige) — 1960 — Comparative anatomy of the internal organs of the Calyptrate Muscoid flies. I. Male internal sexual organs of the adult flies. — *Science Reports Kanazawa Univ.*, 7, n° 1, 1960, p. 23-83, incl. pl. 1-9 (= fig. 1-83).
- — 1961 — *Id.* II. Female internal sexual organs of the adult flies. — *Ibid.*, 7, n° 2, 1961, p. 61-101, incl. pl. 1-7 (= fig. 1-60).
- HÖRVÁTH (Géza) — 1885 — Poloskákban élősködő legyek. [Diptères parasites des Hémiptères]. *Rovartani Lapok*, 2, 1885, p. 238-239 (en magyar, résumé français in *Supplément*, p. XXIX-XXX).
- HOVANITZ (William) — 1944 — Genetic data on the two races of *Collas chrysothema* in North America and on a white form occurring in each. *Genetics*, 29, 1944, p. 1-30.
- HOWARD (Leland Ossian) & FISKE (W. E.) — 1911 — The importation into the United States of the parasites of the Gipsy Moth and the brown tul Moth, a report of progress, with some consideration of previous and concurrent efforts of this kind. *U. S. Dept. Agr., Bur. of Ent., Bull.*, n. s., n° 91, July 1911, p. 1-344 + 1 p. errata + 28 pl. h. t. (incl. 4 cartes) + 74 fig. in texte.
- ILLINGWORTH (J. F.) — 1923 — Notes on *Diptera* occurring in Hawaii. *Proc. haw. ent. Soc.*, 6, 1923, p. 265-269.
- IMMS (A. D.) — 1929 — Some methods of technique applicable to entomology. *Bull. ent. Res.*, 20, 1929, p. 165-171.
- IWATA (Kunio) & NAGATOMI (Akira) — 1954 — Biology of a Tachinid, *Pliurocerosoma forte* Townsend, parasitic on *Oryza japonica* Willenise in Japan. *Mushi*, 26, 1954, p. 23-34, 1 pl., fig. 1.
- JACENTROVSKÝ (Dimitri) — 1932 — Tachiny a květy. [Raupenfliegen und Blumen]. *Lesnická Práce [= L'œuvre forestière]*, 11, 1932, p. 517-527 (en tchèque, résumé allemand).
- — 1933 — Výskyt vzácných kukule (*Tachinidae*) v ČSR. [Présence de Tachinaires rares en Tchécoslovaquie]. *Sborník vysoké školy zemědělské v Brně, Fakulta Lesnická [Bull. Inst. nat. agron. Brno, Fac. de Sylvicult.]*, Sign. D 20, 1933, p. 1-7 (en tchèque).

- 1934 - Kuklice (*Tachinidae*) « Masarykova lesa » [Les Tachinaires de la Forêt Masaryk]. *Ibid.*, Sign. D 22, 1934, p. 1-38, fig. 1-5 + 1 carte dpl. (en tchèque, résumé français).
- 1936a - Kuklice (*Tachinidae*) luzních lesů úzenú lednického. *Rozpravy české Akad. Věd. a Umení, Třída II (mat. přírodověd.)*, 46, n° 8, 1936, 20 p. (en tchèque, résumé en français dans 1936b).
- 1936b - Les Tachinaires (*Tachinidae* Dipt.) des forêts dans le terrain marécageux de Lednice. *Bull. int. (Rés. des travaux présentés), Acad. tchèque des Sc., Cl. des Sc. math., nat. et méd.*, 37, 1936, p. 8-10 (en français, résumé de 1936a).
- 1936c - Beitrag zur Kenntnis der Raupenfiegen (*Tachinarlar, Diptera*) Bulgariens. *Mitt. (Izvestia) aus d. kónigl. naturwiss. Instít. in Sofia*, 9, 1936, p. 109-134, 1 tableau en 2 dépliant (en allemand, résumé bulgare).
- 1936d - Kuklice (*Tachinidae*) polsí « Rafajny » na Podkarpatské Rusi. [Les Tachinaires de Rafajna, Ukraine subcarpathique]. *Časopis českostov. Společ. Ent.*, 33, 1936, p. 76-90 (en tchèque).
- 1937 - Přispěvek k studiu biologické obrany proti lesním škudcům. [Contribution à l'étude de la défense biologique contre les ravageurs des forêts]. *Sborník vysoké školy zemědělské v Brně, Fakulta Lesnická* [Bull. Inst. nat. Agron. Brno, Fac. de Sylvicult.], Sign. D 24, 1937, 54 p., fig. 1-3 (en tchèque résumé français).
- 1938 - Sur deux Tachinaires nouvelles de la subfam. *Phasiinae* (Dipt.). *Práce moravské přírodov. Společ. [Acta Soc. Sc. Nat. Morav.]*, 11 (5), 1938, p. 1-4, fig. 1-2 (en tchèque et en français).
- 1939 - Tachinologický výzkum pouzdřanských kopců. [Étude sur les Tachinaires des collines de Pouzdřany, Moravie méridionale]. *Sborník vysoké školy zemědělské v Brně, Fakulta Lesnická* [Bull. Inst. nat. Agron. Brno, Fac. de Sylvicult.], Sign. D 27, 1939, p. 1-14 (en tchèque, résumé français).
- 1941a - Kuklice (*Tachinoidea, Diptera*) Moravy a Stezka. [Tachinaires de Moravie et de Silésie]. *Práce moravské přírodov. Společ. [Acta Soc. Sc. Nat. Morav.]*, 13, n° 4, 1941, p. 1-64, fig. 1-3, 2 cartes (en tchèque, résumé allemand).
- 1941b - K tachinologickému výzkumu školního lesního statku vysoké školy zemědělské v Brně. [Zur tachinologischen Durchforschung des Schulforstgutes des Landwirtschaftlichen Hochschule in Brünn]. *Sborník ent. Odd. zemského Mus. v Praze [Acta ent. Mus. Pragae]*, 19, 1941, p. 76-80 (en tchèque, résumé allemand).
- 1942 - K tachinologickému výzkumu školního lesního statku vysoké školy zemědělské v Brně. Pokračování. [Zur tachinologischen Durchforschung des Schulforstgutes des Landwirtschaftlichen Hochschule in Brünn. Fortsetzung]. *Ibid.*, 20, 1942, p. 172-187 (en tchèque, résumé allemand).
- 1944 - Kuklice (*Tachinoidea, Diptera*) Zdánského lesa. [Raupenfiegen (*Tachinoidea, Diptera*) des Steinitzer Waldes]. *Ibid.*, 21-22, 1943-44, p. 380-395 (en tchèque, résumé allemand).
- JACOBI (Arnold) - 1913 - Mimikry und verwandte Erscheinungen. In-12, Braunschweig (Vieweg & Sohn), 1913, ix + 215 p., fig.-texte 1-31 (coll. die « Wissenschaft », vol. 47) (non consulté; cité d'après HEIKERTINGER 1921).
- JACOBS (Jean Charles) - 1900 - Diptères de la Belgique. I. *Muscidae*. *Ann. Soc. ent. Belg.*, 44, 1900, 192-212.
- JAEGER (Paul) - 1957 - Les aspects actuels du problème de l'entomogamie. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 104, 1957, p. 179-222, 352-412, fig. 1-44.
- JAROCHEVSKY (Vassili Alexievitch) - 1876 - [Liste des Diptères récoltés principalement à Kharkov et environs]. *Troudy Obshtshest. Ispit. Prirod. Kharkov [Trav. Soc. Nat. Univ. imp. Kharkov]*, 10, 1876, p. 1-49 (separatum p. 1-49) (en russe).
- 1877 - [Supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs avec l'indication de leur répartition dans les limites de la Russie d'Europe]. *Ibid.*, 11, 1877, p. 317-454 (separatum p. 1-138) (en russe).
- 1878 - [Deuxième supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs]. *Ibid.*, 12, 1878, p. 107-136 (separatum p. 1-30) (en russe).
- 1880 - [Matériaux pour l'entomologie du gouvernement de Kharkov. I. — Supplément à la liste des Diptères et Lépidoptères et énumération des Orhoptères]. *Ibid.*, 13, 1880, p. ? ? (separatum p. 1-iv + 1-21) (en russe).
- 1882 - [Matériaux pour l'entomologie du gouvernement de Kharkov. IV. — Quatrième supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs]. *Ibid.*, 16, 1882, p. 447-526 (separatum p. 1-80) (en russe)

- - 1883 - [Matériaux pour l'entomologie du gouvernement de Kharkov. V. — Cinquième supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs]. *Ibid.*, 17, 1883, p. 297-331 (separatum p. 1-11 + 1-33) (en russe).
- - 1886 - [Matériaux pour l'entomologie du gouvernement de Kharkov. VI. — Sixième supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs]. *Ibid.*, 19 (1885) 1886 p. ? ? (separatum p. 1-11 + 1-40) (en russe).
- - 1887 - [Matériaux pour l'entomologie du gouvernement de Kharkov. VII. — Septième supplément à la liste des Diptères de Kharkov et environs]. *Ibid.*, 20, (1886) 1887, p. 111-150 (separatum p. 1-11 + 1-38) (en russe).
- - 1911 - [Hinterlassene entomologische Notizen, redigiert von W. W. REDIKORZEW]. Kharkov, 1911, x + 1 + 137 + 2 p. (en russe).
- JENNER (James Herbert A.) - 1905 - *Diptera*. In: The Victoria History of the County of Sussex, vol. 1, 1905, p. 210-226.
- JOHANSSON (Arne Semb) - 1954 - Corpus allatum and egg production in starved milkweed bugs. *Nature*, 174, 1954, p. 89, fig. 1.
- - 1958 - Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera: Lygaeidae). *Nytt Magasin f. Zoologi*, 7, 1958, 132 p., fig.-texte 1-38, pl. I-VII (= fig. 1-28).
- JOHNSON [C. W.] - 1901 - [Note sans titre]. *Ent. News*, 12, 1901, p. 294.
- JONES (Thos H.) - 1918 - The southern green plant-bug. *U. S. Dept. Agric., Bull.*, n° 689, 1918, p. 1-27, fig. 1-14.
- JORDAN (Karl H. C.) - 1951 - Bestimmungstabellen der Familien von Wanzenlarven. *Zool. Anzeiger*, 147, 1951, p. 24-31.
- JOURDAN (Max L.) - 1934 - Observations sur la biologie d'*Aetia trititeperda* Pomel. *Rev. fr. d'Ent.*, 1, 1934, p. 254-262, pl. III.
- - 1935a - *Clytiomyia bellus* parasite d'*Eurygaster austriaca* Schr. (Dipt. Tachinidae). *Ibid.*, 2, 1935, p. 83-85.
- - 1935b - Notes sur deux mouches parasites *Clytiomyia* et *Gynnesoma* (Larvaevoridae). *Diptera* (Eneget. ent., sér. B II), 8, 1935, p. 117-119.
- - 1936 - *Eurygaster austriaca*, parasite des blés au Maroc. *Rev. fr. d'Ent.*, 2, fasc. 4 (1935), 1936, p. 196-204.
- KALTENBACH (J. H.) - 1874 - Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. I vol. in-8, Stuttgart (J. Hoffmann), 1874, VIII + 848 p.
- KAMENKOVA (K. V.) - 1956 - [Diptères (Diptera, Phasiidae) parasites de punaises de la famille Pentatomidae du cercle de Krasnodar]. *Ent. Obozrenie* [Revue d'Entomologie de l'URSS], 35, 1956, p. 324-333 (en russe).
- KANERVO (Velkko) & TALVITIE (Yrjö K. K.) - 1945 - Studien über *Melgenia mutabilis* Fall. *Ann. zool., Soc. zool. bot. fenn. Vanamo*, 11, n° 5, Helsinki 1945, p. 1-39, fig. 1 (en finnois, deutsches Referat p. 40-45).
- KARL (O.) - 1937 - Die Fliegenfauna Pommerns. *Diptera Braachyera. Stettin. ent. Zeitung*, 98, 1937, p. 125-159.
- KHELIN (David) - 1915 - Recherches sur les larves de Diptères cyclorrhaphes. *Bull. scient. Fr. et Belg.*, 49, 1915, p. 15-198, fig. 1-27, pl. I-XVI.
- KEMPŇY (Ladislav) - 1958 - Přispěvek k poznání květnové lucni syrphidofauny Javornicka. [Beltrag zur Kenntnis der Syrphiden-Wiesenfauna der Umgebung von Jauernig]. *Přírodopěd. Sborn. ostravsk. Kraje* [Acta Rerum Natur. district. Ostraviensis], 19, 1958, p. 543-560 (en tchèque, résumé allemand).
- KERTÉSZ (K.) - 1901 - *Diptera*. In: Dritte asiatische Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy. Bd. II. Zoologische Ergebnisse der dritten asiatischen Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy, redigiert von Dr. G. Horváth. — 1u-4°, Budapest-Leipzig, 1901, p. 179-201.
- KHALIFA (A.) - 1950 - Spermatophore production and egg-laying behaviour in *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera: Reduviidae). *Parasitology*, 40, 1950, p. 283-289, fig. 1-3.
- KHLEBNIKOVA (M. I.) - 1927 - [Matériaux sur la biologie d'*Eurydema oleracea* L. dans les conditions de la Sibirie occidentale]. *Berichte* [Izvestiia] d. tomsk. Staats Univ., 77, H. 3 (1926), 1927, p. 200-208, 1 pl. (en russe).
- KIEFFER (J. J.) - 1907 - Eine neue endoparasite Cecidomyide. *Zeitschr. f. Hymenopterol. u. Dipterol.*, 7, 1907, p. 129-130.
- KIRITCHENKO (Alexandre Nicolavévitch) - 1951 - Nostoiashitshie Pofouzhestkokrulliié Evropejskoj tchasti SSSR. [Hémiptères Hétéroptères de la partie européenne de l'URSS.]. *Opredeletii po faune SSSR* [Tableaux de détermination de la faune de l'URSS.], 42, 1951, 423 p., fig. 1-416 (en russe).

- 1957 — Metodi sbrora Nastojashtshikh Polouzhestkokruilieh i izoutshenia miestnuikb faun. [Méthodes de récolte des Hémiptères Hétéroptères et d'étude des faunes locales]. 1 vol. in-12, Moscou (Ak. Nauk SSSR, Zool. Instit.). 1957, 123 p., fig. 1-49 (Collection « V pomoshthi rabotajoushtshim po zoologii u polle l laboratorii » [Auxiliaires des zoologistes sur le terrain et au laboratoire], n° 7) (en russe).
- KIRKALDY (George Willis) — 1909 — Catalogue of the Hemiptera (Heteroptera) with biological and anatomical references, lists of food-plants and parasites, etc... Vol. I, Cimicidae. 1 vol. in-8, Berlin (Felix L. Dames), 1909, p. 1-XL + 1-392.
- KISS (Jozsef) & OLASZ (Karoly) — 1907 — [Beiträge zur Insektenfauna von Arva-Polhora und der Babiagura. *Rovartani Lapok*, 14, 1907, p. 71-76 (en magyar, résumé allemand in *Supplément*, p. 4).
- KLOFT (Werner) — 1951 — Pathologische Untersuchungen an einem Wespenweibchen. infiziert durch einen Gordloiden (*Nematomorpha*). *Zellschr. f. Parasitenk.*, 16, 1951, p. 134-147, fig. 1-14.
- KLOMP (H.) — 1956 — Die morphologischen Merkmale und die Bionomie der Kleferrspanner-Tachine *Carcellia obesa* Zett. (= *ratilla* B. B.). *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 38, 1956, p. 288-294, fig. 1-5.
- [KNOLLEN] — 1875 — A tachina parasite of the squash bug. *The americ. Naturalist*, 9, 1875, p. 519. (Note anonyme, mais mentionnant l'observateur dans le texte, attribuée tantôt au rédacteur du périodique. A. S. PACKARD jr [par WORTHLEY 1924] tantôt à OSTEN-SACKEN [par PANTEL 1899: 14, qui en a trouvé la référence dans la *Bibl. Zool. de TASCHENBERG*, p. 1726, à la suite — par sujet — d'un travail d'OSTEN-SACKEN).
- KNUTH (Paul) — 1898-1905 — *Handbuch der Blütenbiologie*. 5 vol. in-8, Leipzig (W. Engelmann), Bd. I, 1898, xix + 400 p., 1 portr., 81 fig.; Bd. II, 1. Teil, 1898, 687 p., 1 portr., 210 fig.; 2. Teil, 1899, 705 p., 1 Porträhafel, 210 fig.; Bd. III. (Bearbeiter E. LOEW), 1. Teil, 1904, vi + 570 p., 1 portr., 141 fig.; 2. Teil, 1905, v + 601 p., 58 fig.
- KOHL (Franz Friedrleh) — 1915 — Die Grabronen (*Hymenopt.*) der palaearktischen Region monographisch bearbeitet. *Ann. k. k. naturhist. Hofmus. Wien*, 29, 1915, pp. 1-453, pl. I-XIV, text.-fig. 1-87.
- KOLOSVARY (G. von —) — 1933 — Beiträge zur Faunistik und Oekologie der Tierwelt der ungarischen Junipereten. *Zeitschrift f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere*, 28, 1933, p. 52-63, fig. 1-8.
- KOSTROWICKI (Andrzej Samuel) — 1953 — Studia nad fauna motyli wzgórz kserotermicznych nad dolna Nida. [Studies on Lepidoptera of xerothermic hills in the valley of lower Nida]. *Fragm. faunist., Mus. zool. Poton.*, 6, 1953, p. 263-447, fig. 1-61 + pl. II-III (en polonais, résumé anglais).
- KRAMER (H.) — 1911 — Die Tachiniden der Oberlausitz. *Abh. d. naturf. Ges. Görlitz*, 27 (Jubiläumsb.), 1911, p. 117-166, pl. I-III.
- 1917 — Die Musciden der Oberlausitz. *Ibid.*, 28, 1917, p. 257-352.
- KRÖBER (O.) — 1910 — Fauna Hamburgensis. Verzeichnis der in der Umgegend von Hamburg gefundenen Dipteren. *Verh. d. Ver. f. naturw. Unterh. Hamburg*, 14 (1907-1909), 1910, p. 3-113, 1 carte.
- 1932 — Dipterenfauna von Schleswig-Holstein und den benachbarten westlichen Nordseegebieten. 3. Teil. *Verh. d. Ver. f. naturw. Helmdorforsch., Hamburg*, 28 (1931), 1932, p. 63-113.
- KROGERUS (Rolf) — 1932 — Ueber die Oekologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. *Acta zool. fenn.*, 12, 1932, p. 1-308 + 1 p. errata, fig. 1-39, 1 carte h. l. (en allemand, résumé anglais).
- KROMBEIN (Karl V.) — 1958 — *Hymenoptera of America North of Mexico*. Synoptie Catalog. First Supplement. U. S. Dept. Agric., *Agric. Monograph*, n° 2, *Suppl.*, 1958, p. 1-305.
- KRUGER (G. C.) — 1929 — Contributo alla conoscenza del Ditteri Crenacel. *Naliziario Eron. Crenatea, anno II*, n° 5-6, 1929, p. 45-59 (également cité in ZAVATTARI, 1934).
- KULLENBERG (Berthil) — 1947 — Ueber Morphologie und Funktion des Kopulationsapparats der Capsiden und Nabiden. *Zool. Bldr. Uppsala*, 24, 1947, p. 217-418. fig. 1-85, 23 pl.
- KÜNCKEL (Jules — d'HERCULAI) — 1868 — [*Gymnosoma rotundata*, p. 653-654]. In BLANQUARD (Émile), *Métamorphoses, Mœurs et Instincts des Insectes*. in-8, Paris (Germer Baillière), 1868, (1^{ère} éd.). p. 1-716, 40 pl. h. t. (2^e éd. en 1877).

- — 1878 — [Communication sans titre]. *C. R. hebdom. Soc. Biol., sér. 6, 6*, 1878, p. 385.
- — 1879 — Observations sur les mœurs et les métamorphoses du *Gymnosoma rotundatum* L. *Ann. Soc. ent. Fr., 5^e sér., 9*, 1879, p. 349-357, 361-362, pl. X.
- KUNTZE (A.) — 1913 — Dipterologische Sammelreise in Korsika des Herrn W. Sehnuse in Dresden im Juni und Juli 1899. *Deutsche ent. Zeitschr.*, 1913, p. 544-552.
- KUSKOP (M.) — 1924 — Bakteriensymbiosen bei Wanzen (*Hemiptera-Heteroptera*). *Arch. f. Protistenk.*, 47, 1924, p. 350-385, pl. 14-16, text-fig. 1-7.
- LABOULBÈNE (Alexandre) — 1884 — Note descriptive et anatomique sur l'*Atophora aurigera* Egger. *Ann. Soc. ent. Fr., 6^e sér., 4*, 1884, p. 17-27, pl. I (= fig. 5-6).
- LANDROCK (Karl) — 1907 — Verzeichnis der im Jahre 1905 in der Umgebung von Brünn erbeuteten Dipteren (*Brachycera*). *Ent. Jahrbuch*, 16, 1907, p. 170-179.
- LANGE (Rolf) — 1960 — Beziehungen zwischen Entomophagen und ihrer Beute als Grundlage der biologischen Schädlingskontrolle. *Ergebn. d. Biol.*, 23, 1960, p. 116-143, 1 fig.
- LARIVIÈRE (M.) & ABONNENC (E.) — 1958 — Sur un parasite de *Phlebotomus freetownensis* var. *sudanicus* Theodor 1933 (*Diptera, Psychodidae*). *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 33, 1958, p. 112-114, fig. 1-2.
- LARSÉN (Ossian) — 1938 — Untersuchungen über den Geschlechtsapparat der aquatilen Wanzen. *Opusc. entomologica, Suppl. 1*, 1938, 388 p., fig. 1-151.
- LARTCHENKO (K. I.) — 1956 — [Les lois de l'ontogénèse des insectes]. *Trav. [Troud] Inst. zool. Acad. Sc. URSS*, 23, 1956, p. 5-214, fig. 1-53, 16 tableaux (en russe).
- LATHEILLE (Pierre André) — 1796 — Précis des caractères généraux des insectes disposés dans un ordre naturel. 1 vol. in-8, Brive-Paris, An V (1796), p. i-xii + 1-202.
- — 1802 — Histoire Naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes. Tome III. in-8, Paris (Dulart), An X (1802), p. xii + 1-468.
- — 1804 — Tableau méthodique des Insectes. In: Nouveau Dictionnaire d'Hist. Nat. appliquée aux arts (1^{ère} édit.), t. XXIV (Caractères et Tables), Paris (Deterville), An XII (1804), Tableaux méthodiques d'histoire Naturelle, p. 129-200.
- — 1810 — Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. 1 vol., in-8, Paris (Schoell), 1810, 444 p.
- — 1825 — Familles naturelles du Règne Animal, exposées succinctement et dans un ordre analytique, avec l'indication de leurs genres. 1 vol. in-8, Paris, 1825, p. 1-570 (Traduction allemande, cf. BERTHOLD 1827).
- LEACH (William Elford) — 1815 — [Note sans titre in « Extracts from the Minute-Book of the Linnean Society of London »]. *Trans. linn. Soc. London*, 11, Pt 2nd, 1815, p. 421.
- LECLERCQ (Jean) — 1954 — Monographie systématique, phylogénétique et zoogéographique des hyménoptères Crabroniens. 1 vol. in-8, Liège (Presses de l'Université), 1954, 371 p., fig. 1-40, 84 cartes. (= Thèse Fac. Sc. Univ. Liège).
- LEFÈVRE (P. C.) — 1942 — Introduction à l'étude de *Helopellis orophila* Ghesq. *Publ. Inst. nat. Étude agron. Congo belge, Sér. Sc.*, n° 30, 1942, 46 p., pl. I-VI.
- LEONARD (Mortimer D.) — 1916 — A Tachinid parasite reared from an adult Capsid. *Ent. News*, 27, 1916, p. 236.
- LÉONIDE (Jean-Claude) — 1961 — Note préliminaire sur *Ceracia mucronifera* Rond. (*Dipt. Tachinidae*), parasite du eriquet égyptien (*Anacridium aegyptium* L.) en Provence. *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr.*, 49, 1961, p. 31-42 (incl. pl. 1-II = fig. 1-10).
- LESTON (Dennis) — 1955 — The life-cycle of *Picromerus bidens* (L.) (*Hem. Pentatomidae*) in Britain. *Ent. monthl. Mag.*, 91, 1955, p. 109.
- LESTON (Dennis) & SCUDDER (G. G. E.) — 1956 — A key to larvae of the families of British *Hemiptera-Heteroptera*. *The Entomologist*, 89, 1956, p. 223-231, fig. 1-36.
- LIEBERMANN (Albert) — 1925 — Corrélation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Muscidae. *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, 5, H. 1, 1925, p. 1-97, fig. 1-99.
- LINNÉ (Carl) — 1758 — Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, eum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Tom. 1. 1 vol. in-8, Holmiae, 1758, p. 1-824.
- — 1767 — Systema Naturae. Editio duodecima reformata. Tom. 1, Pars II. 1 vol. in-8, Holmiae, 1767, p. 533-1327 + Index.
- LINSLEY (E. G.) & MAC SWAIN (J. W.) — 1958 — The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (*Hymenoptera, Anthophoridae*). *Evolution*, 12, 1958, p. 219-223.
- LIQY (Paolo) — 1895 — Dipteri italiani. 1 vol. in-12, Milano (Uirico Hoepli), 1895, 356 p., 327 illustr. (Manuali Hoepli, Entomologia III).

- LOOS (N.) - 1952 - Un nouveau parasite de *Eurygaster integriceps* (Souné) en Turquie, *Atophora (Phorantia) subeoloptrata* L. *Bilki Koruma Bülteni [Bull. of Plant Protection]*, 2, 1952, p. 23-26, fig. 1-3 (en turc, résumé français).
- LOEW (E.) - 1886 - Weitere Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin. *Jahrb. d. kön. bot. Gartens u. d. bot. Mus. Berlin*, 4, 1886, p. 93-178.
- LOEW (Hermann) - 1844 - Zur Kenntniss der *Ocyptera*-Arten. *Stettin. ent. Zeitung*, 5, 1844, p. 226-240, 266-269.
- - 1845 - Noch einige Bemerkungen über die Gattung *Ocyptera*. *Ibid.*, 6, 1845, p. 170-183.
- - 1854 - Neue Beiträge zur Kenntniss der Dipteren. - Zweiter Beitrag. Plaquette in-4°, Berlin (E. S. Mittler u. Sohn), 1854, p. 1-24.
- - 1871 - Beschreibungen europäischer Dipteren. Zweiter Band (= Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten von J. W. Meigen); Neunter Theil oder dritter Supplementband. 1 vol. in-8, Halle (H. W. Schmidt), 1871, viii + 319 p.
- - 1872 - [Diptères du Turkestan]. *Ishvestiia imper. Obshtsh. Koubit. estest., anthropol. i ethnogr. [Mém. Soc. imp. des Naturalistes, Anthropol. et Ethnogr.]*, Moscou, 9, livr. 1, 1872, p. 52-59 (en russe).
- - 1874 - Diptera nova a Hug. Theod. Christopho collecta. *Zeitschr. f. d. gesamm. Naturw.*, 43, 1874, p. 413-420.
- LUNDBECK (William) - 1927 - Diptera Danica - Genera and species of flies hitherto found in Denmark. Part VII: *Platypezidae, Tachinidae*. 1 vol. in-8, Copenhagen (G. F. C. Gad), 1927, 570 p., fig. 1-116 (en anglais).
- MACQUART (L.) - 1834 - Insectes Diptères du Nord de la France. Athéricères: Créophilles, Oestrides, Myopaires, Gnopsaires, Scénopiniens, Céphalopaldes. *Mém. Soc. r. Sc., Agric., Arts Lille*, (1833), 1834, p. 137-368, pl. 1-6 + tabl. dépl. h. t. p. 226 bis.
- - 1847 - Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. - 2^e Supplément. *Ibid.*, (1846), 1847, p. 21-120, pl. (noir) 1-6.
- - 1855 a - Nouvelles observations sur les Diptères européens de la tribu des Tachinaires (fin). *Ann. Soc. ent. Fr.*, 3^e sér., 3, 1855, p. 177-204, pl. 3-4.
- - 1855 b - Les plantes herbacées d'Europe et leurs insectes [suite]. *Mém. Soc. imp. Sc., Agric., Arts Lille*, 2^e sér., 1, (1854), 1855, p. 157-330.
- MALLOCH (J. R.) - 1930 - Notes on Australian Diptera. XXIV. *Proc. linn. Soc. New South Wales*, 68, 1930, p. 303-353.
- - 1931a - Notes on Australian Diptera. XXIX. *Ibid.*, 56, 1931, p. 292-298.
- - 1931b - Exotic Muscaridae (Diptera). XXXII. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, 7, 1931, p. 314-340.
- MALOUF (N. S. R.) - 1933 - Studies on the internal anatomy of the Stinkbug - *Nezara viridula* L. *Bull. Soc. r. ent. d'Égypte*, 1933, p. 96-119, pl. I-VII.
- MANNA (G. K.) - 1958 - Cytology and Inter-relationships between various groups of *Heleoptera*. Xth Int. Congr. Ent., Montréal 1956, *Proc.*, 2, 1958, pp. 919-934, fig. 1.
- MARÉCHAL (Paul) - 1930 - Remarques sur la faune belge. - Liste d'insectes intéressants (1929). *Lambilloniana*, 30^e ann., 1930, p. 24-27.
- - 1931 - Liste de Diptères intéressants capturés en 1930. *Ibid.*, 31^e ann., 1931, p. 103-109.
- - 1932 - Liste de Diptères intéressants capturés en 1931. *Ibid.*, 32^e ann., 1932, p. 141-145.
- - 1937 - Insectes intéressants récoltés par le Cercle des Entomologistes liégeois en 1936, ou antérieurement. *Ibid.*, 37^e ann., 1937, p. 206-209.
- MARÉCHAL (Paul) & DAHMONT (F.) - 1936 - Insectes intéressants récoltés par le Cercle des Entomologistes liégeois. *Ibid.*, 36^e ann. 1936, p. 211-220.
- MARSHALL (G. A. K.) - 1902 - Five years observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects chiefly directed to the investigation of mimicry and warning colours [avec des notes par E.B. POULTON]. *Trans. r. ent. Soc. London*, 1902, p. 287-584, pl. IX-XXIII.
- MATTHEY (H.) - 1924 - Biologie de *Tachina larvarum* Meigen. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 2, 1924, p. 202-206, fig. 1-4.
- MEIGEN (Johann Wilhelm) - 1800 - Nouvelle classification des mouches à deux ailes (*Diptera* L.), d'après un plan tout nouveau. Plaquette in-8, Paris (J. J. Fuchs), An VIII (1800), p. 1-40.
- - 1803 - Versuch einer neuen Gattungseinteilung der europäischen zweiflügeligen Insekten. [*Illiger's*] *Mag. f. Insekt.-Kunde*, 2, 1803, p. 259-281.

- - 1824 - Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 4. Theil. In-8, Hamm, 1824, xii + 428 p., pl. 33-41.
- - 1838 - Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 7. Theil (Supplementband). In-8, Hamm, 1838, xxi + 434 p., pl. 67-74.
- MELJERE (J. C. H. DE —) - Voir DE MEJERE.
- MELLONI (Egidio) - 1956 - Studi sui Ditteri Larvevoridi. III. *Sturmia bella* Melg. su *Inachis io* L. (Lepidoptera Nymphalidae). Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 22, 1956, p. 69-98, fig. 1-x (résumé anglais).
- MENDES (Luiz O. T.) - 1938 - Lista dos inimigos naturais de *Dysdercus* spp. observados no Estado de São Paulo. Revista de Ent., 9, 1938, p. 215-217.
- - 1959 - Sobre a ocorrência de alguns inimigos naturais de insetos. Anais Acad. brasil. Ciên., 31 (4), 1959, p. 577-585.
- MENZEL (Richard) - 1924 - Over een parasiet van *Helopeltis*. II. De in *Helopeltis* parasiterende sluipwesp. De Thee, Buitenzorg, 6, 1924, p. 24-29 (en néerlandais).
- MERCIER (Louis) - 1927 - *Pollenia bisulea* Pand. (Myodaire supérieur, Calliphorinae) est-il une bonne espèce? Les espèces naissantes chez les Calliphorinae. Bull. Soc. zool. Fr., 52, 1927, p. 324-329, fig. A-B.
- MESNIL (Louis Paul) - 1939 - Essai sur les Tachinaires (Larvaevoridae). Monogr. des Sta. et Lab. de Rech. agron., Paris (Imprim. nat.), 1939, p. 1-67 + 1-v (= pl. I-11).
- - 1950 - Critiques et suggestions à propos de récents travaux concernant les Protachinides d'Afrique. Bull. et Ann. Soc. ent. Belgique, 86, 1950, p. 104-117.
- - 1952 - Notes détachées sur quelques Tachinaires paléarctiques. Ibid., 88, 1952, p. 149-158.
- - 1953 - Nouveaux Tachinaires d'Orient. Ibid., 89, 1953, p. 85-114, 146-178.
- - 1955 - Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission P. Basilewsky, 1953) - LXXI: *Diptera Tachinidae*. Ann. Mus. r. Congo Belge, Sc. zool., 40, 1955, p. 359-367.
- - 1956 - [Déterminations] In Liste d'identification n° 1. Entomophaga, 1, 1956, p. 113-127.
- - 1957 - [Déterminations] In Liste d'identification n° 2. Ibid., 2, 1957, p. 313-332.
- - 1959 - *Tachinidae* d'Afrique orientale (Dipt.). (Récoltés par l'expédition zoologique allemande en Afrique orientale de 1951/52. Groupe Lindner-Stuttgart, Nr 33.) Stuttgart Beitr. z. Naturkunde, Nr 23, 1959, p. 1-31.
- MESNIL (Louis Paul) & AGUILAN (Jacques d'—) - 1945 - Parasitisme de *Macquartella grisea* Fall. (Dipt. Larvaevoridae) sur le Doryphore. Bull. Soc. ent. Fr., 50, 1945, p. 32.
- MÉTALNIKOV (S.) - 1933 - Immunité chez les Insectes. V° Congr. int. Ent., Paris 1932, Travaux, 2, 1933, p. 209-220.
- MEYCHNIKOFF (Élie) - 1892 - Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation faites à l'Institut Pasteur en avril et mai 1891. 1 vol. in-8, Paris (Masson, Bibliothèque des Ann. Inst. Pasteur), 1892, p. 1-xi + 1-239, 65 fig.-texte, pl. 1-111.
- MEYER (E.) - 1937 - Beobachtungen über Weizenwanzen in der Kölner Bucht. Zeitschr. f. Pfl.-Krankh. u. Pfl.-Schutz, 47, 1937, p. 321-338, fig. 1-7.
- MICHAŁK (Otto) - 1933 - Ueber Wanzenfliegen (Phasiinae, Dipt. Tachinidae). I: Neue Funde. Ent. Zeitschr., 47, 1933, p. 128-130.
- - 1935 - Neue Beobachtungen über Wanzenfliegen und über das Eindringen der Fliegenlarven in den Wirt. (Dipt. Tachn.). Märkische Tierwelt, 1, 1935, p. 129-140. fig. 1-2.
- - 1938a - Neue Entoparasiten der paläarktischen Heteropteren. Arb. ü. physiol. u. angew. Ent. aus Berlin-Dahlem, 5, 1938, p. 255-260.
- - 1938b - Die Heteropteren der leipziger Tieflandsbucht und den angrenzenden Gebiete. Sitz.-Ber. d. Naturforsch. Ges. Leipzig, 63-64, 1938, p. 15-188.
- - 1939 - Ueber Farbwandlungen einiger Heteropteren. *Eurydema ornatum* L. und *E. oleraceum* L. VII. int. Kongr. Ent., Berlin 1938, Verh., 2, 1939, p. 1243-1276, 2 pl., fig. 1-5. (Discussion par TISCHLER, cf. TISCHLER 1939b).
- - 1940 - Weitere Heteropteren-Schmarotzer. Ent. Zeitschr., 54, 1940, p. 162-168.
- MIK (Josef) - 1894 - Dipterologische Miscellen (2. Serie), IV. Wien. ent. Zeitung, 13, 1894, p. 40-54.
- - 1898 - Ueber eine Suite mediterraner Dipteren. Ibid., 17, 1898, p. 157-166.
- MILLIKEN (F.B.) & WADLEY (F.M.) - 1923 - *Phasia* (*Phoranthia*) *occidentis* Walker, an internal parasite of the false chinch bug. Bull. Brooklyn ent. Soc., n. s., 18, 1923, p. 28-31.
- MIYAMOTO (Syôiti) - 1957 - List of ovariole numbers in Japanese Heteroptera. Sieboldia, Fukuoka 2, n° 1, 1957, p. 69-82, 1 tabl. dpi. h. t. (en japonais).

- 1959 — Additions and correction to my « List of ovariote numbers in Japanese *Heteroptera* ». *Ibid.*, 2, n° 2, 1959, p. 121-123 (en japonais).
- MÓCZÁR (Miklós) — 1952 — Adatok a Kudsírí havasok — MŰI Sebeslulú rovarfaunájához [Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna von Kudsír-Hochgebirge (MŰI Sebeslulú)]. *Rovartani Közlemények [Folia ent. hungar.]*, n. s., 5, 1952, p. 129-140 (en magyar, résumé allemand).
- MONKO (Agnieszka) — 1957 — *Phasiinae (Diptera)* okolie Warszawy wraz z uwagami o niektórch ciekawszych gatunkach z innych kolic Polski. — [*Phasiinae (Diptera)* aus der Umgebung von Warszawa, nebst Bemerkungen über interessantere Arten aus anderen Gegenden von Polen]. *Fragm. faunist. (Polsk. Akad. Nauk, Inst. Zool.)*, 7, 1957, p. 353-378, fig. 1, cartes 1-3 (en polonais, résumé russe et allemand).
- MONKO-DRABER (Agnieszka) — 1959 — Notes on the Polish species of the genus *Weberia* Robineau-Desvoidy (*Diptera, Phasiidae*). *Ann. zoologici (Polsk. Akad. Nauk, Inst. Zool.)*, 13, 1959, p. 169-177 (incl. pl. I-V = fig. 1-9) (en anglais, résumés polonais et russe).
- 1961a — *Phasiidae (Diptera)* Doliny Nidy. [*Phasiidae (Diptera)* of the Nida Valley]. *Fragm. faunist. (Polsk. Akad. Nauk, Inst. Zool.)*, 8, 1961, p. 631-658, fig. 1-49 (en polonais, résumés russe et anglais).
- 1961b — Notes on *Larvaevoridae (Diptera)*. *Graphogaster parva* (Portschinsky, 1881) comb. nov. *Bull. Acad. polon. Sc., Cl. II, sér. Sc. biol.*, 9, n° 3, 1961, p. 139-141, fig. 1-3 (en anglais).
- MONTREITH (L. G.) — 1955 — Host preferences of *Drino bohémica* Mesnil (*Dipt. Tachinidae*) with particular reference to olfactory responses. *Canad. Entom.*, 87, 1955, p. 509-530, fig. 1-3.
- MONTGOMERY (B.E.) — 1958 — The anthophilous insects of Indiana. II. A preliminary list of the *Diptera* collected from blossoms. *Proc. Indiana Acad. Sc.*, 67, (1957) 1958, p. 160-170.
- MORRILL (A. W.) — 1907 — The mexican Conchuela in Western Texas in 1905. *U. S. Dept. Agric., Bur. of Ent., Bull.* 64, part. I, 1907, p. 1-14, pl. 1.
- 1910 — Plant bugs injurious to cotton bolls. *Ibid.*, 86, 1910, 110 p., fig. 1-25, 5 pl.
- MORRIS (H. M.) — 1929a — Report of the Entomologist for 1928. *Rep. Dept. Agric. Cyprus (1928)*, 1929, p. 43-44.
- 1929b — A note on « Vromousa » (*Dolycoris baccarum* L.). *Cyprus agric. Journ.*, 24, 1929, p. 149-150.
- MUSEBECK (G. F. W.) — 1922 — *Zygodolhria nidicola*, an important parasite of the brown-tail moth. *U. S. Dept. Agr., Bull.*, 1088, 1922, pp. 1-9, fig. 1-4.
- MÜLLER (Arthur) — 1922 — Ueber den Bau des Penis der Tachinarien und seinen Wert für die Aufsteigung des Stammbaumes und die Art diagnose. *Arch. f. Naturgesch.*, 88, Jg., Abt. A, 2. H., 1922, p. 45-167, 1 text.-fig., pl. I-V (= fig. 1-243).
- MÜLLER (Peter) — 1956 — Untersuchungen über die Morphologie und Biologie der Raupenfliege *Drino lola* Meigen. *Mitt. aus d. zool. Mus. Berlin*, 32, 1956, p. 3-58, fig. 1-38.
- NAYAR (K. K.) — 1956 — The structure of the corpus allatum of *Iphita limbata* (*Hemiptera*). *Quart. Journ. mier. Sc.*, 97, 1956, p. 83-88, 1 pl. h. t.
- 1958 — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stål. V. Probable endocrine basis of oviposition in the female. *Proc. Indian Acad. Sc., Sect. B*, 47, 1958, p. 233-251, text.-fig. 1-5, pl. 20.
- NEDIALKOV (N.) — 1912 — [Sixième contribution à la faune entomologique de la Bulgarie — *Diptera*]. *Spisanie na bulgarsk. Akad. na Nauk*, 2 (= *Klone prirodmathem.*, 1), 1912, p. 177-218 (en bulgare).
- NEUHAUS (G. H.) — 1886 — *Diptera Marcica* — Systematisches Verzeichniss der Zweiflügler (Mücken und Fliegen) der Mark Brandenburg. 1 vol. in-8, Berlin (Nikolaische Verl. Buchhandl.), 1886, xvi + 371 p., pl. I-VI.
- NIELSEN (Jens Christian) — 1909 — Iagttagelser over entoparasitiske Musceldarver hos Arthropoder. *Ent. Meddel.*, 2. R., 4, 1909, p. 1-126, 4 pl. (en danois, résumé anglais).
- 1912 — Undersogelser over entoparasitiske Musceldarver hos Arthropoder. I. *Vidensk. Meddel. dansk naturh. Foren. i Kjøbenhavn*, 63 (1911), 1912, p. 1-26, pl. I + fig.-texte 1-19 (en danois, résumé anglais).
- 1916 — Undersogelser over entoparasitiske Musceldarver hos Artropoder. V. *Ibid.*, 67, 1916, p. 9-24, fig. 1-27 (en danois, résumé anglais).
- 1918 — Tachin-Studier. *Ibid.*, 69, 1918, p. 247-262 (en danois, résumé anglais).
- NIXON (G. E. J.) — 1946 — Euphorine parasites of Capsid and Lygaeid bugs in Uganda (*Hymenoptera Braconidae*). *Bull. ent. Res.*, 37, 1946, p. 113-129, fig. 1-46.

- NOVÁK (Vladimír J. A.) - 1951 - The metamorphosis hormones and morphogenesis in *Oncopeltus fasciatus* Dal. *Vestník českoslov. zool. Společ.* [Acta Soc. zool. Bohemoslov.], 15, 1951, p. 1-48 (incl. 1 pl. photogr.), fig.-texte 1-9 (en anglais, résumé tchèque).
- NOWICKI (Maximilian) - 1873 - Beiträge zur Kenntniss der Dipterenfauna Gallziens. Plaqueette in-8, Krakow (Jagellonische Universitäts Buchdruckerei), 1873, 35 p. (en allemand).
- O'CONNOR (B. A.) - 1950 - *Trichopoda pennipes* F. in Fiji and the British Solomon Islands. *Agr. Journ. Fiji Dept. Agr.*, 21, 1950, p. 83-71, fig. 1-7.
- OKSALA (Tarvo) - 1947 - On the formation of bivalens in some Pentatomids (*Hemiptera*). *Hereditas*, 33, 1947, p. 110-118, fig. 1-20.
- OLIVIER (Guillaume Antoine) - 1811 - Ocyptère - *Ocyptera*. In *Encyclopédie méihodique - Histoire naturelle - Insectes*, Paris (Agasse), t. 8, 1811, p. 419-425.
- OSBORN (E.) - 1925 - Report of the Assistant Entomologist. *Univ. of Florida, agric. expt. Sta., Ann. Rept. 1918-19*, 1925, p. 60 n-65 r (non consulté; cité d'après *Rev. appl. Ent.*, 4, 15 : 145).
- OSBORN (Herbert) - 1918 - The meadow plant bug *Miris dolabratus*. *Journ. agric. Res.*, 18, 1918, p. 175-200, fig. 1-3, pl. XII.
- - 1919 - The meadow plant bug. *Maine agric. expt. Sta., Bull.*, 276, 1919, p. 1-16, fig.-texte 1-5, 1 pl. (= fig. 8-7).
- OSHANIN (Vasili Fedorovitch) - 1906-1909 - Verzeichniss der palaearktischen Hemipteren... I. Bd. *Heteroptera*. — *Annuaire Mus. zool. Acad. imp. Sc. St Petersburg*, 11-14, Suppl., 1906-1909, LXXIV + 1 087 p.
- OTTEN (E.) - 1940 - Phasinen als Entoparasiten, im besonderen von *Sciocoris cursivans* F. (*Diptera* : Tachinidae - *Hemiptera* : Heteroptera). *Arch. u. morphol. u. taxon. Ent. aus Berlin Dahlem*, 7, 1940, p. 321-328.
- - 1943 - Beobachtung über *Leucostoma anale* Mg., Parasit von *Spilostethus pandurus* Scop. in Nordafrika. (*Hemiptera Heteroptera* : Lygaeidae und *Diptera* : Phasiidae.) *Ibid.*, 10, 1943, p. 136-138.
- PAHLOT (André) - 1919 - La karyokinétose, nouvelle réaction d'immunité naturelle observée chez les chenilles de Macrolépidoptères. *C. R. Acad. Sci.*, 169, 1919, p. 396-398.
- PAINTER (R. H.) - 1930 - The tarnished plant-bug *Lygus pratensis* L. : a progress report. *60th ann. Rep. ent. Soc. Ontario*, (1929), 1930, p. 102-107.
- PALM (Josef) - 1869 - Beitrag zur Dipterenfauna Tirols. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 19, 1869, *Abhandl.*, p. 395-454.
- PALM (Nils-Bertil) - 1948 - Normal and pathological histology of the ovaries in *Bombus Latr.* (*Hymenopt.*) with notes on the hormonal interrelations between the ovaries and the corpora allata. *Opusc. entomologica, Suppl. VII*, 1948, p. 1-101, fig. 1-14.
- - 1950 - Parasite action on *Bombus* queens. *VIIIth Int. Congr. Ent., Stockholm 1948, Proc.*, 1950, p. 289-292, fig. 1-2.
- PANDELLÉ (Louis) - 1894 - Études sur les Muscides de France, 2^e partie. *Revue d'Ent.*, 13, 1894, p. 1-113 (pagination originale) (Édition tirée à part : t. 1, p. 107-219.)
- PANTEL (Joseph) - 1899 - *Le Thrixion halydayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La Cellule*, 15, 1899, p. 1-290, pl. 1-VI.
- - 1910 - Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. — Caractères parasitiques aux points de vue biologique, étiologique et histologique. *Ibid.*, 26, fasc. 1 (1909), 1910, p. 27-216, fig. 1-26, pl. 1-IV.
- - 1912 - Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. — Les enveloppes de l'œuf avec les formations qui en dépendent, les dégâts indirects du parasitisme. — *Ibid.*, 29, fasc. 1, 1912, p. 7-289, fig. 1-26, pl. 1-VII.
- PANKER (Georg Wolfgang Franz) - 1798 - *Musca continua*. *Faunae Insectorum germanicarum*, II. 80, 1798, pl. 19.
- - 1800a - *Musca costata*. *Ibid.*, H. 73, 1800, pl. 23.
- - 1800b - *Thereva subcoleoptera* [sic]. *Ibid.*, H. 74, 1800, pl. 13-14.
- - 1804 - Systematische Nomenclatur über Herrn Dr. Jacob Christian Schäffers natürlich ausgemahlte Abbildungen regensburgischer Insekten. I vol. in-4^o, Eriangen (J.J. Palm), 1804, xvi + 1-260 p.
- PARAMONOV (S. J.) - 1958 - Notes on Australian *Diptera*. XXVI-XXVII. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, ser. 18, 1, 1958, p. 593-600.

- PARKER (Harry L.) - 1924 - Recherches sur les formes post-embryonnaires des Chalcidiens. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 93, 1924, p. 261-379, pl. 1-39 (= fig. 1-285).
- PARKER (Harry L.), BERRY (Paul A.) & SILVEIRA GUINO (Aquilas) - 1953 - Host-Parasite and Parasite-Host lists of insects reared in the South American parasite laboratory during the period 1940-1946. *Revista As. de Ing. agr.*, Montevideo, n° 92 (1951), 1953, p. 3-100.
- PARMENTER (L.) - 1950 - The Diptera of Bookham Common. *London Naturalist*, n° 29 (1949), 1950, p. 98-133.
- - 1954 - The courtship of Diptera. *Proc. S. London ent. nat. hist. Soc.*, (1952-53), 1954, p. 104-109.
- PARTECKE (Hans Jürgen) - 1959 - Ueber die Temperaturabhängigkeit des schwarzen Farbstoffes und dessen Bildung bei Larven von *Palomena prasina* L. (*Insecta, Heteroptera*). *Zool. Beitr., N. F.*, 4, H. 1, 1959, p. 37-116, fig. 1-11.
- PAULMIER (F. C.) - 1900 - The spermatogenesis of *Anasa tristis*. *Journ. of Morphol.*, 15, Suppl. (1899) 1900, p. 223-272, fig.-texte 1-6, pl. XIII-XIV.
- PAVLIUKOV (G. I.) - 1940 - Vriednaia tsherepashka i mlerul bor'bul s niefou. 1 vol., Krasnodar (Kralevsk. Izdat.), 1940, 83 p. (non consulté; cité d'après FENOTOV 1947: 53 et KAMENKOVA 1956: 324) (en russe).
- PAWLOWSKI (J.) - 1960 - Methoden der Sektion von Insekten. 1 vol. in-8, Berlin (VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften), 1960, 90 p., text.-fig. 1-44. (Traduit de l'original russe, Moscou, 1957.)
- PENBERGRAST (J. G.) - 1956a - Testis follicle numbers in the *Heteroptera*. *Ent. monthl. Mag.*, 92, 1956, p. 275.
- - 1956b - The male reproductive organs of *Nezara viridula* (L.), with a preliminary account of their development (*Heteroptera, Pentatomidae*). *Trans. r. Soc. N. Zealand*, 84, 1956, p. 139-146, fig. 1-19.
- - 1957 - Studies on the reproductive organs of the *Heteroptera* with a consideration of their bearing on classification. *Trans. r. ent. Soc. London*, 109, 1957, p. 1-63, fig. 1-122.
- PENTH (M.) - 1952 - Zur Oekologie der Heteropteren des Malnzer Sandes. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, 81, 1952, p. 91-121, fig. 1-15.
- PÉREZ (Jean) - 1911 - Sur quelques particularités curieuses du rapprochement des sexes chez certains Diptères. *Bull. scientif. Fr. et Belg.*, 45, 1911, p. 1-14.
- PEHRIS (Édonard) - 1852 - Seconde excursion dans les Grandes Landes. *Ann. Soc. Insn. Lyon [ancienne série], Ann. 1850-52*, 1852, p. 145-216.
- PRYERIMHOFF (Paul de —) - 1910 - Sur un cas de poéclandrie discontinue observé chez un *Bythinius*. (*Col. Pselaphidae*). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1910, p. 287-290, fig. 1-3.
- PFLUGFELDER (Otto) - 1950 - Zooparasiten und die Reaktionen ihrer Wirtstiere. 1 vol. in-8, Jena (Fischer), 1950, 198 p., fig. 1-84.
- PHILLIPS (J. S.) - 1956 - Immature nutfall of coco-nuts in the British Solomon Islands protectorate. *Bull. ent. Res.*, 47, 1956, p. 575-595, fig. 1-2, pl. IX.
- PISSOT (Émile) - 1888 - [Diptère parasite de *Pentatoma dissimilis* Latr.]. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1888, p. cxcv.
- PLESKE (Th.) - 1930 - Résultats scientifiques des Expéditions entomologiques du Musée Zoologique dans la région de l'Oussouri. II. *Diptera*: les *Stratiomyidae*, *Erinnidae*, *Coenomyiidae* et *Æstridae*. *Annuaire Mus. zool. Acad. Sc. URSS*, 31, 1930, p. 181-206 (en français).
- PLOTNIKOV (V. I.) - 1926 - [Insectes nuisibles aux plantes cultivées en Asie Centrale]. 2^e édit. 1 vol. in-8, Tashkent (Stat. exp. pour la prot. des végétaux, Commiss. du Peuple à l'Agric. de la RSS d'Ouzbekistan), 1926, 292 p. fig. 1-227 (en russe).
- POLIVANOVA (E. N.) - 1956 - [The larvae of the principal phytophagous bugs of the family *Pentatomidae*]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 35, 1956, p. 1661-1675, fig. 1-4 (en russe, résumé anglais in fasc. annexe, p. 9).
- - 1959 - [Importance des caractères anatomiques pour la systématique et la détermination des corrélations phylogénétiques chez les Hétéroptères *Pentatomidae*]. *Trudy Inst. Morphol. Zhivotn. Severizova [Travaux de l'Inst. Severtzov de Morphol. animale]*, n° 27, 1959, p. 201-220, fig. 1-5 (en russe).
- - 1960 - [Particularités écologo-morphologiques des punaises de la superfamille *Pentatomidae* dans les districts céréaliers méridionaux de la partie européenne de l'URSS]. *Vriednaia Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 4, 1960, p. 157-221, fig. 1-8 (en russe).
- POSSOMPÈS (Bernard) - 1954 - Les données expérimentales sur le déterminisme endocriné de la croissance des insectes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 78, 1954, p. 240-275, fig. 1-16.

- POULTON (Edward Bagnall) - 1904 - [Remarques sans titre sur le « mimétisme » *Ocyptera brevicornis* - *Sphicodes*]. In SAUNDERS (Edward) : *Hymenoptera Aculeata* from Majorea (1901) and Spain (1901-2)... with Introduction, Notes and Appendix by Prof. Edward B. POULTON. *Trans. ent. Soc. London*, 1904, p. 591-665 [cf. 644-649].
- POURCHIER (Denise) - 1933 - Observations sur la biologie larviale et la métamorphose d'une Taehinaire, *Microphthalma disjuncta* Wied. *Trav. Sta. biol. Roscoff*, 11, 1933, p. 29-50 + pl. 1.
- PRELL (Heinrich) - 1914 - Die Lebensweise der Raupenfliegen. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 1, 1914, p. 173-195, fig. 1-7.
- - 1915 - Zur Biologie der Taehinen *Parasetigena segregata* Rdü und *Panzeria rudis* Fall. *Ibid.*, 2, 1915, p. 57-148, fig. 1-74.
- PRINCEPI (Maria Matilde) - 1947 - Contributo allo studio dei Neurotteri Italiani. V. Ricerche su *Chrysopa formosa* Brauer e sui alcuni suoi parassiti. *Boll. Ist. Ent. Bologna*, 16, 1947, p. 134-175, fig. 1-XXI.
- PSCHOORN-WALCHER (Hubert) - 1957 - Probleme der Wirtswahl parasitischer Insekten. *Bericht d. d. 8. Wanderversammlung deutscher Entomologen, 31. Mai bis 4. Juni 1957 in München*, Berlin (Deutsche Akad. d. Landwirtsch.-Wiss., Tagungsbericht Nr 11), 1957, p. 79-85, fig. 1.
- PUTCHKOV (V. G.) - 1956 - [Les principaux groupes trophiques d'Hétéroptères phytophages et la modification du caractère de leur alimentation au cours du processus de développement]. *Zoologitscheskii Zhurnal*, 35, 1956, p. 32-44 (en russe).
- - 1959 - [Larvae of *Hemiptera-Heteroptera* belonging to the superfamily *Pentalomoidea*. I. — Identification keys of the families *Pentalomoidea* and of the species *Acanthosomidae*, *Cydnidae* and *Scutelleridae*]. *Ibid.*, 38, 1959, p. 1190-1206, fig. 1-4 (en russe, résumé anglais).
- PUTCHKOV (V. G.) & PUTCHKOVA (L. V.) - 1956 - [Œufs et larves des Hémiptères Hétéroptères nuisibles aux plantes cultivées]. *Trudy vices. ent. Obshtshestva*, 46, 1956, p. 218-342, pl. in texte I-XXIV (en russe).
- RAABE (Marie) - 1950 - Neurohormones chez les insectes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 84, 1950, p. 272-316, fig. texte 1-17, pl. 1-11.
- RABAUD (Étienne) - 1919 - Observations et expériences sur *Ammophila Heydeni* Dhb. *Ibid.*, 44, 1919, p. 52-63.
- - 1922 - Le contraste entre le régime alimentaire des larves et celui des adultes chez divers insectes. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 56, 1922, p. 230-243.
- RABAUD (Étienne) & THOMPSON (William R.) - 1914 - Notes biologiques sur *Minella ehalysbeata* Melg. (*Dipt.*) parasite de *Cassida deflorata* Suffr. (*Col. Chrysomelidae*). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1914, p. 329-332, fig. 1-5.
- RADZIEVSKAIA (S. B.) - 1941 - Klopui tsherepashki i mierui bo'rbui s nimi [*Eurygaster integriceps* et les méthodes pour la combattre]. 1 vol. in-12, Moscou (Sel'khozgiz), 1941, 120 p., fig. (en russe).
- RAINEY (R. C.) - 1947 - Notes on the Taehinid parasites of cotton stainers (*Dysdercus* spp., *Pyrrhocoridae*) in South Africa. *Bull. ent. Res.*, 38, 1947, p. 305-310.
- RAKSHPAL (R.) - 1950 - Notes on the biology of *Bagrada eruciferarum* Kirk. *Indian Journ. Ent.*, 11, Pt. 1 (1949), 1950, p. 11-16.
- - 1954 - Effect of the sex of the host (*Bagrada eruciferarum*) on the sex of its parasite, *Aciphora* sp. (*Taehinidae*). *Ibid.*, 16, Pt. 1, 1954, p. 80.
- RAPP (Otto) - 1942 - Die Fliegen Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie. In-4°, « hektographiert », Erfurt (Schriften des Mus. f. Naturkunde der Stadt Erfurt), 1942, p. 1-vii + 1-574.
- ATHAY (Emerich) - 1882 - Untersuchungen über die Spermogonten der Rostpilze. *Densehr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math. naturw. Classe*, 46, Abt. II, 1882, p. 1-51.
- REH (Ludwig) - 1913 - Die tierischen Feinde. In SAUER (P.) : *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 3. Aufl., Bd III, Berlin 1913, p. 1-xx + 1-774, fig. 1-306.
- REICHERT (Alexander) - 1896 - Schmarotzer bei entwickelten Insekten. *Ent. Jahrbuch*, 5, 1896, p. 113-114.
- REINHARD (H. J.) - 1919 - Preliminary notes on Texas Taehinidae (*Diptera*). *Ent. News*, 30, 1919, p. 279-285.
- - 1946 - A review of the Taehinid genera *Siphophylo* and *Coronmyia* (*Diptera*). *Proc. ent. Soc. Washington*, 43, 1946, p. 79-92.
- - 1956 - A synopsis of the Taehinid genus *Leucostoma* (*Diptera*). *Journ. Kansas ent. Soc.*, 29, 1956, p. 155-168.

- REINIG (W. F.) - 1932 - Systematische Aufzählung der gesammelten Insekten. In: Beiträge zur Faunistik des Pamir-Gebietes. *Wiss. Ergeb. d. Alai-Pamir Exped. 1928*, Berlin (Dietrich Reimer), T. 3, Bd. 2, 1932, p. 215-288.
- RENNIE (John) & SUTHERLAND (Christina H.) - 1920 - On the life history of *Bucentes (Siphona) geniculata (Diptera Tachinidae)* parasite of *Tipula paludosa (Diptera)* and other species. *Parasitology*, 12, 1920, p. 199-211, pl. XIV (= fig. 1-25).
- REUTER (Odo Morannal) - 1908 - Charakteristik und Entwicklungsgeschichte der Hemipterenfauna (*Heteroptera, Auchenorrhyncha* und *Psyllidae*) der paläarktischen Coniferen. *Acta Soc. Sc. fenn.*, 36, n° 1, 1908, p. 1-129.
- RIBAULT (Henri) - 1920 - *Pirates hybridus* Scop. et *stridulus* F. (*Hemipt.*). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 48, 1920, p. 35-38, fig. 1-6 + 1-7.
- RICHARDS (O. W.) - 1944 - Observations on Aculeate *Hymenoptera*. *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A*, 19, 1944, p. 133-136.
- - 1955 - Two Berkshire records of *Tachinidae (Phasiinae)*. *Diptera. Ent. monthl. Mag.*, 91, 1955, p. 47.
- RIEDEL (M. P.) - 1899 - Beiträge zur Kenntnis der Dipterenfauna Hinterpommerns. *Ill. Zeitschr. f. Ent.*, 4, 1899, p. 276-278.
- - 1906 - Ueber Blütenbesuchende Zweiflügler. *Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol.*, 2, 1906, p. 102-104.
- - 1918-19 - Dipteren aus der Umgebung von Pössneck (Thüringen). *Int. ent. Zeitschr.*, 12, 1918, p. 134, 137-138, 145-146, 155-159; 1919, p. 165-168, 173-175.
- - 1935 - Die bei Frankfurt (Oder) vorkommenden Arten der Dipteren-Familie *Tachinidae* (einschl. *Sarcophagidae*). *Deutsche ent. Zeitschr.*, 1934, 1935, p. 252-272.
- RIGGETT (E.) - 1939 - Untersuchungen über die Rübenblattwespe *Athalia colibri* Christ. (*A. spinarum*, F.). *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 26, 1939, p. 462-516, fig. 1-19.
- RJCKAERT (A.) - 1949 - Diptères rares de la faune belge. *Bull. et Ann. Soc. ent. Belg.*, 85, 1949, p. 210-211.
- RINGDAHL (Oscar) - 1944 - Contributions to the knowledge of the Tachinids and Muscids of Norway. *Tromsø Mus. Arshftl.*, 65, n° 4 (1942), 1944, 27 p.
- - 1945a - Översikt över de hittills från Sverige kända arterna av familjen *Tachinidae (Diptera)*. *Ent. Tidskr.*, 66, 1945, p. 177-210 (en suédols).
- - 1945b - [List of the *Tachinidae* described by Zetterstedt in *Insecta Lapponica* and *Diptera Scandinaviae*, with synonyms together with notes on a part of the species]. *Opus. entomologica*, 10 (1-2), 1945, p. 26-35 (en suédols).
- - 1950 - Dipterologiska anteckningar från sydsvenska mossar. *Ent. Tidskr.*, 71, 1950, p. 111-119 (en suédols).
- - 1952 - Catalogus Insectorum Sueciae. XI. *Diptera Cyclorhapha: Muscaria Schizometopa*. *Opus. entomologica*, 17, 1952, p. 129-186 (en anglais).
- - 1957 - Fliegenfunde aus dem Alpen. *Ent. Tidskr.*, 78, 1957, p. 115-134.
- ROBERTSON (Charles) - 1889 - Flowers and Insects. II. *Bot. Gazette*, 14, 1889, p. 297-304.
- - 1891 - Flowers and Insects. VI. *Ibid.*, 16, 1891, p. 65-71.
- - 1892 - Flowers and Insects. IX. *Ibid.*, 17, 1892, p. 269-276.
- - 1893a - Flowers and Insects. XI. *Ibid.*, 18, 1893, p. 267-274.
- - 1893b - Flowers and Insects. *Labiales*. *Trans. St. Louis Acad. Sc.*, 6 (art. 4), 1893, p. 101-131.
- - 1894a - Flowers and Insects. *Rosaceae* and *Compositae*. *Ibid.*, 6 (art. 14), 1894, p. 436-480.
- - 1894b - Flowers and Insects. XII. *Bot. Gazette*, 19, 1894, p. 103-112.
- - 1896a - Flowers and Insects. XV & XVI. *Ibid.*, 21, 1896, p. 72-81, 266-274.
- - 1896b - Flowers and Insects. XVII. *Ibid.*, 22, 1896, p. 151-165.
- - 1896c - Flowers and Insects. Contributions to an account of the ecological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect-fauna of the neighbourhood of Carlinville, Illinois. *Trans. St. Louis Acad. Sc.*, 7, 1896, p. 151-179.
- - 1898 - Flowers and Insects. XVIII. *Bot. Gazette*, 25, 1898, p. 229-245.
- - 1925 - Heterotropic bees. *Ecology*, 6, 1925, p. 412-436.
- ROBINEAU-DESVOIDY (Jean Baptiste) - 1826 - In BLAINVILLE (Henri Marie Ducrotay de —): Rapport sur les Myodales du Dr Robineau-Desvoidy, lu dans l'assemblée de l'Académie des Sciences, le 2 octobre 1826, au nom de la Commission, composée de MM. Latreille, Duméril et de Blainville, rapporteur. *Plaqueette in-8*, Paris 1826, p. 1-24 (consulté à la Bibliothèque du Muséum - cote QQ/101; référence originale inconnue).
- - 1830 - Essai sur les Myodales. *Mém. présentés par divers savants [étrangers] à l'Acad. r. des Sc., Sc. math. et phys.*, 2, 1830, p. 1-813.

- - 1841 - Note sur le *Phasia crassipennis*. *Ann. Soc. ent. Fr.* 10, 1841, p. 274.
- - 1846 - Coup d'œil rétrospectif sur quelques points de l'Entomologie actuelle. *Ibid.*, 2^e sér., t. 1846, p. 347-353.
- - 1863 - Histoire Naturelle des Diptères des environs de Paris. Œuvre posthume publiée sous la direction de H. MONCEAUX. 2 vol. in-8, Paris (V. Messon), 1863; t. I, p. xvi + 1143, portrait frontispice, t. II, p. 1-920 (sauf une exception, le tome cité ici est le t. II).
- RÖDER (Victor von —) - 1884 - Ueber von Herrn Dr. Schmiedeknecht in Spanien bei Elche, Ibiza und auf Mallorca gesammelte Dipteren. *Ent. Nachrichten*, 10, 1884, p. 253-257.
- - 1887 - Uebersicht der beim Dorf Elos bei Klisamos auf der Insel Creta von Herrn E. v. Oertzen gesammelten Dipteren. *Berl. ent. Zeitschr.*, 31, 1887, p. 73-75.
- - 1891 - Dipteren auf der Insel Zante (Griechenland) gesammelt durch Herrn Dr. O. Schmiedeknecht in Blankenburg (Thüringen). *Ent. Nachrichten*, 17, 1891, p. 81-83.
- ROHDENDORF (Boris B.) - 1933 - Charakteristik der Larvvorliden-Fauna des Gouvernements Moskau, auf Grund einer Analyse der Phasiinen-Arten. *Zoologicheskii Zhurnal*, 22, H. 4, 1933, p. 117-120 (en russe, résumé allemand).
- - 1935 - Beiträge zur Kenntnis der Tachinen des Wiesenzünlsters (*Loxostege sticticalis* L.). *Bull. (Izoestita) Acad. Sc. URSS, Cl. Sc. math. nat.*, 1935, p. 753-780, fig. 1-21 (en russe, résumé allemand).
- - 1947 - [Essei sommaire pour servir à la détermination des diptères parasites d'*Eurygaster integriceps* et des autres Hétéroptères *Pentatomidea*.] *Vriednaia T'sherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 2, 1947, p. 75-88, fig. 1-13 (en russe).
- - 1951 - [Les organes de la locomotion chez les Diptères et leur évolution]. *Troudy paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 35, 1951, p. 1-178, fig. 1-52 (en russe, traduit dans le suivant).
- - 1959 - Die Bewegungsorgane der Zweiflügel-Insekten und ihre Entwicklung. *Wissens. Zeitschr. Humboldt-Universität Berlin; Math. Nat. Reihe*, 8, 1958/59, Nr. 1, p. 73-119, Nr. 2, p. 289-308, Nr. 3, p. 435-454, fig. 1-52 (en allemand, traduction du précédent; résumés allemand, anglais, français).
- ROSDANI (Gamillo) - 1842 - Osservazioni sulle diversità sessuali di alcune specie di fasie negli insetti Ditteri - Memoria quarta per servire alla Ditterologia italiana. *Nuovi Ann. Sc. Nat. Bologna*, 8, 1842, p. 456-463.
- - 1856 - Dipterologiae Italicae prodromus, Vol. I (Genera Italica ordinis Dipteriorum ordinem disposita et distincta et in familias et stirpes aggregata). in-12, Parmae, 1856, p. 1-228.
- - 1861a - Ocypterac Italicae observatae et distinctae (Comentarium XIX pro Dipterologia Italica). *Arch. per la Zool., l'Anal. e la Fisiol.*, 1, 1861, p. 268-277, pl. XI.
- - 1861b - Dipterologiae Italicae Prodromus, vol. IV (= Species Italicae ordinis Dipteriorum... Pars tertia: *Muscidae*, Tachininarum complementum). 1 vol. in-8, Parmae, 1861, p. 1-174.
- - 1861c - Species Europaeae generis *Phasiae* Latreillei observatae et distinctae. *Atti Soc. ital. Sc. Nat.*, 3, 1861, p. 206-220, pl. I.
- - 1862 - Dipterologiae Italicae Prodromus, vol. V (= Species Italicae ordinis Dipteriorum... Pars quarta: *Muscidae*, *Phasiinae*, *Dexinae*, *Muscinae*, *Stomoxidinae*). 1 vol. in-8, Parmae, 1862, p. 1-239.
- - 1865 - Diptera Italica non vel minus cognita... Fasc. II. *Atti Soc. ital. Sc. Nat.*, 8, 1865, p. 193-231.
- - 1868a - Diptera Italica non vel minus cognita... Fasc. III. *Ibid.*, 11, 1868, p. 21-54.
- - 1868b - Specierum Italicarum ordinis Dipteriorum Catalogus notis geographicis. *Ibid.*, 11, 1868, p. 559-603.
- ROUBAUD (Émile) - 1906 - Biologie larvale et métamorphose de *Siphona cristata* Fabr. Adaptation d'une Tachinaire à un hôte aquatique diptère; un nouveau cas d'ecto-parasitisme interne. *C. R. Acad. Sci.*, 142, 1906, p. 1438-1439.
- RUBSAAEN (Ew. H.) - 1901 - Bericht über meine Helsen durch die Tucheler Heide in den Jahren 1896 und 1897. *Schriften d. Naturforsch. Ges. in Danzig, N. F.*, 10, 1901, p. 79-148, fig. 1-14.
- RUBZOV (I. A.) - 1945 - [Sur deux parasites d'*Eurygaster integriceps*]. Analyse des travaux [Referatui rabot] effectués dans la section biologique de l'Acad. des Sc. de l'URSS en 1941-43, Moscou (Acad. Sc. URSS), 1945, p. 150 (en russe).

- - 1947 - O dvoukh parazitakh vriednoi tsherepashki iz slem. *Phasiidae* (Diptera). [Sur deux parasites d'*Eurygaster integriceps* appartenant à la famille des *Phasiidae* (Diptera)]. *Ent. Obozrenie* [Revue d'Entomologie de l'URSS], 28, n° 3-4 (1945) 1947, p. 85-100, fig. 1-11 (en russe, résumé anglais).
- - 1948 - Biologičeskiĭ metod bor'bnĭ s vriednĭmi naslekomuimĭ. [Les méthodes de lutte biologique contre les insectes nuisibles]. 1 vol. in-8, Moscou (Siel'khozgĭz), 1948, p. 1-411, fig. 1-84 (en russe).
- - 1951 - [Sur la morphologie et l'évolution de l'abdomen et des appendices génitaux des *Phasiinae*]. *Troudy vsies. entom. Obshchestva*, 43, 1951, p. 171-249, fig. 1-249 (en russe).
- SABHOSKY (Curtis W.) - 1950 - Notes on *Trichopodini* (Diptera, Larvaevoridae), with description of a new parasite of cotton stainers in Puerto Rico. *Journal Washington Acad. Sc.*, 46, 1950, p. 361-371, fig. 1-11. [Erratum in *Proc. ent. Soc. Washington*, 53, 1951, p. 210.]
- SAJÓ (Károly) - 1890 - A marokkói sáska Magyarországon. [Le criquet marocain en Hongrie]. *Természettudományi Közöny* (kiadja a k. m. természettudományi társulat) [Journal de sciences nat., édité par la Soc. r. hongr. de Sc. Nat.], 22 (n° 249), Budapest, mai 1890, p. 225-256, fig. 1-7 (en magyar).
- SALT (George) - 1938 - Experimental studies in insect parasitism. 4 - Host suitability. *Bull. ent. Res.*, 29, 1938, p. 223-246, fig. 1-3.
- - 1941 - The effects of hosts upon their insect parasites. *Biol. Reviews, Camb.* *philos. Soc.*, 16, 1941, p. 239-284, fig. 1-6.
- - 1955 - Experimental studies in insect parasitism. VIII. Host reactions following artificial parasitization. *Proc. r. Soc. London, ser. B, biol. Sc.*, 144, 1955, p. 380-398, fig.-texte 1-3, pl. 21-22 (= figs. 4-19).
- - 1956 - Experimental studies in insect parasitism. IX. The reactions of a stick insect to an alien parasite. *Ibid.*, 146, 1956, p. 93-108, fig.-texte 1-3, pl. 3 (= fig. 4-9).
- - 1957 - Experimental studies in insect parasitism. X. The reaction of some endopterygote insects to an alien parasite. *Ibid.*, 147, 1957, p. 167-184, pl. 3-4 (= fig. 1-15).
- - 1960 - Experimental studies in insect parasitism. XI. The haemocytic reaction of a caterpillar under varied conditions. *Ibid.*, 147, 1960, p. 446-467, fig.-texte 1-2, pl. 13-14 (= fig. 3-18).
- SANJEAN (J.) - 1956 - Distributional records of *Tachinidae* (Diptera) in British Columbia. *Canad. Journ. Zool.*, 34, 1956, p. 545-554.
- SAZONOVA (G. V.) - 1960 - [Les particularités biologiques d'*Eurygaster integriceps* Put. dans les conditions de la Basse Volga]. *Vriednaia Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 4, 1960, p. 33-57, fig. 1-3 (en russe).
- SCHNER (J. Rudolph) - 1862 - Fauna Austrliaca. Die Fliegen (Diptera). 1. Theil. 1 vol. in-8, Wien (C. Gerold u. Sohn), 1862, vi + LXXX + 674 p., pl. 1-11.
- SCHPOVA (A. A.) - 1937 - [Matériaux pour l'étude des Diptères de Sibérie] *Travaux Inst. Rech. Sc. biol.* [Troudy biolog. naučshno-issledov. Instit.] Tomsk, 4, 1937, p. 219-230 (en russe).
- SCHLEGEL-OPRECHT (Eva) - 1953 - Versuche zur Auslösung von Mutationen bei der zoophagen Cynlipide *Pseudeucoila bochei* Weld und Befunde über die stammspezifische Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre*, 83, 1953, p. 245-281, fig. 1-12.
- SCHMIDT (Erich) - 1925 - Bemerkungen über einige deutsche Rhynchoten. *Jahrb. nassauisch. Ver. f. Naturk.*, 77, 1925, p. 76-78.
- SCHNEIDER (F.) - 1950 - Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Vierteljahrsehr. d. Naturforsch. Ges. Zürich*, 95, 1950, p. 22-44, fig. 1-9.
- SCHOLTZ (H.) - 1850 - Ueber den Aufenthalt der Dipteren während ihrer ersten Stände (I. Nachtrag). *Zeitschr. f. Ent., Ver. f. schles. Insektenk., Breslau*, Jg. IV, 1850, n° 15, p. 25-34.
- SCHORR (Hildegard) - 1957 - Zur Verhaltensbiologie und Symbiose von *Brachyptera aterrima* Först. (Cynididae, Heteroptera). *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, 46, H. 6, 1957, p. 561-602, fig. 1-31.
- SCHUMAKOV (E. M.) - 1951 - In ' Bor'ba s kiopom tsherepashkol ' [La lutte contre *Eurygaster integriceps*], recueil de l'Institut pour la protection des végétaux [Vsiess. Inst. Zashch. Rastienii] publié sous la direction de I. M. POLIAKOV & N. N. ANKHANGHEL'SKY, Moscou (Siel'khozgĭz), 1951, p. 34-36 (en russe) (non consulté; cité d'après KAMENKOVA, 1956).

- - 1958 - [Les Phasinae en tant que parasites d'*Eurygaster integriceps*]. *Troudy vstess. Institut. Zashch. Rastlentf*, 1958, livr. 9, p. 312-321, text-fig. 1-4, 1 pl. (= fig. 5) (en russe).
- SCHUMAKOV (E. M.), VINOGRADOVA (N. M.) & IAKHIMOVITCH (L. A.) - 1954 - [Dynamique de l'accumulation et de la perte des réserves grasses chez *Eurygaster integriceps*]. *Zoologhisheskii Zhurnal*, 33, 1954, p. 87-101, fig. 1-8 (en russe).
- SCHWOBEL (Wolfgang) - 1957 - Die Wanzen und Zikaden des Spitzberges bei Tübingen, eine faunistisch-ökologische Untersuchung (Hemipteroidea: Heteroptera und Cicadina = Homoptera Auchenorrhyncha). *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, 45, H. 5, 1957, p. 462-560, fig. 1-4.
- SEDYCH (K.F.) - 1962 - On some relict insects of the southern part of Timan mountain ridge. *Ent. Obozrenié (Revue d'Entomologie de l'URSS)*, 41, 1962, p. 148-151 (en russe, résumé anglais).
- SÉOUY (Eugène) - 1929 - Étude sur le *Pollenta Hasel*. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 14, 1929, p. 369-375, fig. 1-10.
- - 1930a - Contribution à l'étude des Diptères du Maroc. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, n° 24, 1930, 206 p., fig. 1-115.
- - 1930b - Insectes Diptères. In: Risultati zoologici della missione inviata dalla R. Società Geografica Italiana per l'esplorazione dell'oasi di Giarabuh (1926-1927). *Ann. Mus. et. Stor. Nat. Genova*, 55, 1930, p. 75-93.
- - 1934 - Contribution à la connaissance des insectes Diptères du Maroc. *La Terre et la Vie*, 4^e ann., 1934, p. 162-163.
- - 1935 - Diptères du Maroc. *Diptera (Encycl. ent., sér. B II)*, 3, 1935, p. 119-120.
- - 1936 - Voyage de MM. L. Chopard et A. Méquignon aux Açores (Août-Septembre, 1930). X. Diptères. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 105, 1936, p. 11-26, fig. 1-2.
- - 1941a - Récoltes de R. Paulian et A. Villiers dans le Haut Atlas marocain, 1938 (17^e note). Diptères. *Rev. fr. d'Ent.*, 8, 1941, p. 25-33.
- - 1941b - Études sur les Mouches parasites. II. Calliphoridae. Calliphorines (*sulle*), Sarcophaginae et Rhinophorines de l'Europe occidentale et méridionale. Recherches sur la morphologie et la distribution géographique des Diptères à larves parasites. *Encycl. ent., sér. A*, 21, 1941, 436 p., fig. 1-489.
- - 1949 - Diptères du Sud Marocain (Vallée du Draa) recueillis par M. L. Berland en 1947. *Rev. fr. d'Ent.*, 16, 1949, p. 152-161.
- - 1953 - Diptères du Maroc. *Diptera (Encycl. ent., sér. B II)*, 11, 1953, p. 77-92.
- SHANNON (R. C.) - 1914 - Habits of some Tachinidae. *Proc. ent. Soc. Washington*, 16, 1914, p. 182.
- SICKMANN (Franz) - 1893 - Die Hymenopteren Fauna von Iburg und seiner nächsten Umgebung, mit biologischen und kritischen Bemerkungen. I. Abth. Grabwespen. *Jahresb. d. naturwiss. Ver. zu Osnabrück*, 9, 1893, p. 39-112 (non consulté; cité d'après KOHL, 1915 : 392).
- SIMMONS (F. J.) - 1944 - The propagation of insect parasites on unnatural hosts. *Bull. ent. Res.*, 35, 1944, p. 219-226.
- SMITH (F.) - 1852 - Notes on the development of *Osmia parietina* and others british insects. *Trans. ent. Soc. London*, ser. 2, 2, 1852, p. 81-84.
- SMITH (H. S.) - 1912 - Technical results from the Gipsy moth parasite laboratory. IV: The Chalcidoid genus *Perilampus* and its relation to the problem of parasite introduction. *U. S. Bur. Ent., Techn. Ser.*, 19, pt. 4, 1912, p. 33-69, fig. 24-31.
- - 1917 - The habit of leaf oviposition among the parasite *Hymenoptera*. *Psyche*, 24 1917, p. 63-68, fig. 1-4.
- SMITH (R. W.) - 1958 - Parasites of nymphal and adult grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in western Canada. *Canad. Journ. Zool.*, 36, 1958, p. 217-262, fig. 1-15.
- SMITH (R. W.) & FINLAYSON (Thelma U.) - 1950 - Larvae of Dipterous parasites of nymphal and adult grasshoppers. *Canad. Journ. Res.*, ser. D, 28, 1950, p. 81-117, fig. 1-61.
- SNODGRASS (Robert Evans) - 1924 - Anatomy and metamorphosis of the apple maggot *Rhagoletis pomonella* Walsb. *Journ. agr. Res.*, 28, 1924, p. 1-36, fig. 1-8, pl. 1-VI.
- SOOT-RYEN (T.) - 1943 - A review of the literature on norwegian *Diptera* until the year 1940. *Transv. Mus. Arshest.*, 65, n° 3 (1942) 1943, p. 3-46.
- SOUTHWOOD (T. R. E.) - 1956 - [Key to determine the instar of an Heteropterous larva]. *The Entomologist*, 89, 1956, p. 220-222, fig. 1-5.
- SOUTHWOOD (T. R. E.) & LESTON (Dennis) - 1959 - Land and water bugs of the British Isles. 1 vol. in-8, London (Frederick Warne & Co., « The Wayside and Woodland series »), 1959, p. 1-xi + 1-436, fig.-texte 1-153, 63 pl. h. t.

- SPEISER (Paul) - 1903 - Ergänzungen zu Czwalina's « Neuen Verzeichniss der Fliegen Ost- und Westpreussens ». II. *Allgem. Zeitschr. f. Ent.*, 3, 1903, p. 161-165.
- - 1905 - Ergänzungen zu Czwalina's « Neuen Verzeichniss der Fliegen Ost- und Westpreussens ». IV. *Zeitschr. f. wiss. Insekt. Biol.*, 1, 1905, p. 405-409.
- - 1910 - *Diptera. Cyclorhapha*. In *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Killimandjaro dem Meru und den umgebenden Massai-Steppen 1905-1906...* 2, 1910, p. 113-198.
- STACKELBERG (A. A.) - 1948 - *Diptera*. In: *Zhivotnutt Mir SSSR [Le Monde animal de l'URSS]*, t. 2 (Zona poustin') [Zone des déserts], 1948, p. 162-179 (en russe).
- - 1950 - *Diptera*. In: *Ibid.*, t. 3 (Stepnaia zona) [Zone des steppes], 1950, p. 162-213. fig. 112-143 (en russe).
- - 1953 - *Diptera*. In: *Ibid.*, t. 4 (Liesnaia zona) [Zone des forêts], 1953, p. 228-317, fig. 103-155 (en russe).
- - 1958 - *Diptera*. In: *Ibid.*, t. 5, (Gornule oblasti evropeiskoi tchasti SSSR) [Régions montagneuses de la partie européenne de l'URSS], 1958, p. 87-100, fig. 19-29 [Grinée], 288-318, fig. 122-136 [Caucase] (en russe).
- STEIN (Paul) - 1924 - Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas nach ihren Gattungen und Arten. *Archiv. f. Naturgesch.*, 90, Abt. A, H. 6, 1924, p. 1-271.
- STICHEL (Wolfgang) - 1955-1962 - Illustrierte Bestimmungsstabellen der Wanzen. II. Europa (*Hemiptera-Heteroptera* Europae). 5 vol. In-8, Berlin-Hermisdorf, vol. 1, p. 1-168 (1955-56); vol. II, p. 169-907 (1956-58); vol. III, p. 1-428 (1958-1960); vol. IV, p. 1-838 (1957-1962); Général-Index. p. 1-110 (1962).
- STRAWINSKI (Konstanty) - 1936 - *Badania nad fauna pluskwiaków drzew i krzewów w Polsce*. [Untersuchungen der Wanzenfauna der Bäume und Sträucher Polens.] *Rozprawy i Sprawozdania, Instytut Badawczy Lasów państwowych - Travaux et comptes-rendus, Institut de Recherches des forêts domaniales, sér. A, Nr 17*, Warszawa, 1936, p. 7-216 (en polonais, résumé allemand).
- - 1953 - *Badania nad pluskwiakami (Heteroptera) zyjacymi na łakach na przykladzie materialu z Iwonieza*. [Untersuchungen über die Wiesenwanzen (*Heteroptera*) auf dem Material von Iwonicz.] *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sectio C*, 8, n° 10, 1953, p. 357-401, 1 tabl. dépl. h. t. (en polonais, résumés russe et allemand).
- - 1956 - *Owady z rzędu Heteroptera w biocenozie puszczy Białowieskiej*. [Insekten der Ordnung *Heteroptera* in der Biocoenose im Urwald von Białowieża.] *Roczniki Nauk Lesnych, Warszawa 14*, 1956, p. 3-123 (Instytut Badawczy Lesnictwa. Prace Nr 150) (en polonais, résumés russe et allemand).
- - 1957a - *Hemiptera-Heteroptera runa lesnego z okolic Wandzina*. [*Hem. Heteroptera* aus der Krautschicht einiger Waldbestände der Umgegend von Wandzin.] *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sectio C*, 12, n° 7, 1957, p. 103-113 (en polonais, résumés russe et allemand).
- - 1957b - *Hemiptera-Heteroptera w biocenozie łak z okolic Pulaw*. [*Hemiptera-Heteroptera* in the biocenosis of the meadow in the vicinity of Pulawy.] *Ekologia Polska, sér. A*, 5, n° 8, Warszawa 1957, p. 257-280, 2 tabl. dépl. h. t. + errata 1 p. (en polonais, résumé anglais).
- STRICKLAND (E. H.) - 1923 - Biological notes on parasites of prairie cutworms. *Bull. canad. Dept. Agric.*, n. s., 26, 1923, p. 1-40, fig. 1-18.
- - 1930 - Phagocytosis of internal insect parasites. *Nature*, 126, 1930, p. 95.
- STROBL (Gabriel) - 1880 - Dipterologische Funde am Seitenstetten. Ein Beitrag zur Fauna Niederösterreichs. *Programme d. Obergymnasium Seitenstetten*, in-8, 1880, p. 3-65.
- - 1893a - Beiträge zur Dipterenfauna des österreichischen Littoral. *Wien. ent. Zeitung*, 12, 1893, p. 29-42, 74-80, 89-108, 121-136, 161-170 (Schluss), 214 (Corrigenda).
- - 1893-1910 - Die Dipteren von Steiermark. *Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark, Abhandl.*, Jg 1892 (H. 29), 1893, p. 1-199; Jg 1893 (H. 30), 1894, p. 1-152; Jg 1894 (H. 31), 1895, p. 121-246; Jg 1897 (H. 34), 1898, p. 192-298; Bd. 46 (1909) 1910, p. 45-293.
- - 1897 - Siebenbürgische Zweiflügler. *Verh. u. Mitt. d. siebenbürg. Ver. f. Naturwiss. in Hermannstadt*, 66, (1896) 1897, p. 11-48.
- - 1900 - Dipterenfauna von Bosnien, Hercegovina und Dalmatien. *Wiss. Mitt. aus Bosnien u. d. Hercegovina*, 7, 1900, p. 552-670.
- - 1904 - Neue Beiträge zur Dipterenfauna der Balkanhalbinsel. *Ibid.*, 9, 1904, p. 519-581.

- SYRODAIA (G. M.) - 1955 - [Importance de certains composants biochimiques dans le développement individuel d'*Eurygaster integriceps* Put.] *Vriednata Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 3, 1955, p. 68-133 (en russe).
- SUNCOUR (J. M. R.) - 1921 - Note sur un accouplement aberrant chez les Diptères. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1921, p. 46-47.
- ȘUSTER (Petru M.) - 1927 - Contribution à la faune diptérologique de la Roumanie. *Ann. scientif. Univ. Jassy*, 14, 1927, p. 525-531 (en français).
- - 1928 - Contribution à la faune diptérologique de la Roumanie. *Ibid.*, 15, 1928, p. 248-271 (en français).
- - 1929a - Contributions à l'étude des Tachinaires en Roumanie. *Ibid.*, 16, 1929, p. 57-249, fig. 1-14 (en français).
- - 1929b - Faune tachinidologique de la Dobrogea. *Ibid.*, 16, 1929, p. 585-600 (en français).
- - 1932 - Distribution géographique des Tachinaires en Roumanie. *Bull. Sect. scientif. Acad. Roumaine*, 15, 1932, p. 219-234 (en français).
- - 1933 - Contribution à l'étude de la faune tachinidologique de Roumanie. *Ann. scientif. Univ. Jassy*, 18, 1933, p. 479-511 (en français).
- - 1936a - Faune tachinidologique du Mont Ceahlău. *Ibid.*, 22, 1936, p. 159-168 (en français).
- - 1936b - Nouvelle contribution à la faune tachinidologique de la Dobrogea. *Ibid.*, 22, 1936, p. 169-176 (en français).
- - 1939 - Ueber die Raupenfliegen (Tachiniden) Rumäniens. *VII. int. Kongr. Ent., Berlin 1938, Verh.*, 1, 1939, p. 413-431, fig. 1-2.
- - 1946a - Diptères des environs de Zlatua. *Bull. Sect. scientif. Acad. roum.*, 28, 1946, p. 386-399 (en français).
- - 1946b - New contribution on the study of *Tachinidae* in Rumania. *Ibid.*, 28, 1946, p. 624-627.
- - 1948 - Contribution on the study of *Tachinidae* in Roumania. *Ann. scient. Univ. Jassy, Sect. Sc. Nat.*, 31, 1948, p. 23-27.
- - 1953 - Diptères (Tachinidés) récoltés dans la plaine d'Olténe. Leur importance systématique, zoogéographique et pratique. *Bul. st. Acad. Repub. rom., (Biol.)*, 5, 1953, p. 753-773, fig. 1-12 (en roumain, résumé français).
- SWAN (D. C.) - 1936 - Berlese's fluid: remarks upon its preparation and use as a mounting medium. *Bull. ent. Res.*, 27, 1936, p. 389-391.
- TADIĆ (Milorad) - 1955 - Odnos između Tabine *Mercia ampelus* Wlk. i avilene bube. [Relations of *Mercia ampelus* Wlk. to the silk worm.] *Zaštita Bilja [Plant Protection]*, Beograd, 36, 1955, 41-43, pl. VIII-X (en serbo-croate, résumé anglais).
- TAKANO (Shuzo) - 1956 - [Phasinae]. In *Iconographia Insectorum Japonicorum. Editio secunda reformata* (12^e tirage) - in-8, Tokyo (Hokuryukan Ltd), 1956, p. 1502, 1690-1692, 1718 (en japonais).
- TAMANINI (Livio) - 1958 - Revisione del genere *Carpocoris* Klt. con speciale riguardo alle specie italiane. (*Hemiptera Heter., Pentatomidae*). *Mem. Mus. civ. St. Nat. Verona*, 6, 1958, p. 333-388, fig. 1-xvii.
- - 1959 - Caratteri generici di *Dolycoris* Muls. et Rey e *Eudolycoris* nov. gen. con tavola dicotomica delle entità della sottoregione mediterranea (*Heteroptera. Pentatomidae*). *Mem. Soc. ent. Ital.*, 38, 1959, p. 73-83, fig. 1-33.
- TAYLOR (T. H. C.) - 1945 - Recent investigations of *Antesia* species in Uganda. *East African agric. Journ.*, 10, n° 4, 1945, p. 223-233 et 11, n° 1, 1945, p. 47-55, 1 carte (cité d'après le separatum, p. 1-19, publié avant la seconde partie).
- TCHENNOVA (O. A.) - 1947 - [Données nouvelles sur la morphologie et la fécondité des monches parasites de *Eurygaster integriceps*.] *Vriednata Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 2, 1947, p. 67-74, fig. 1-6 (en russe).
- TEPLYAKOVA (M. Ya.) - 1947 - [Développement postembryonnaire des organes génitaux internes d'*Eurygaster integriceps* Put. au cours du cycle annuel dans les régions méridionales européenne et asiatique de l'URSS]. *Ibid.*, 1, 1947, p. 81-119, fig. 1-6 (en russe).
- - 1955 - [Modifications pathologiques des ovaires se produisant, sous l'action de préparations de DDT, au cours de la période active de l'existence d'*Eurygaster integriceps*]. *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 101, 1955, p. 775-778, fig. 1, 1 pl. (en russe).
- THALENHORST (W.) - 1950 - Die Kolnizidenz als gradologisches Problem. Eine synökologische Studie. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 32, 1950, p. 1-48, fig. 3-6.

- THALHAMMER (János) — 1899 — Ordo Diptera. In: A Magyar birodalom Állatvilága — Fauna Regni Hungarici. Animalium Hungarici hucusque cognitorum enumeratio systematica, vol. III. *Arthropoda*. Budapest, 1899, p. 5-76 (en magyar et latin; chaque partie de la faune est paginée séparément; incertitude sur les dates exactes de publications; les Diptères furent publiés à part en 1899).
- 1902 — Adatok az erdélyi légy-fauna ismertetéséhez (Quaedam de fauna dipterologica transsylvanicae). A *kalocsai jesusita gimnázium értesítője*, Coloczae (Ant-Jurcsó typog.), 1901-02, 1902, p. 3-25 (en magyar et latin; le sous-titre latin du separatum [ln-8] porte « Aliqua de fauna dipterologica... »).
- THOMPSON (William R.) — 1913 — La spécificité des parasites entomophages (Deuxième note). *C. R. hebdom. Soc. Biol.*, 78, 1913, p. 559-560.
- 1915a — Contribution à la connaissance de la larve planidium. *Bull. scientif. Fr. et Belg.*, 48, 1915, p. 319-349, fig. i-v.
- 1915b — Les rapports entre les phagocytes et les parasites chez les Arthropodes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 40, 1915, p. 63-68, fig. 1.
- 1915c — Sur la biologie de deux Tachinaires à stade intramusculaire (*Plagia trepida* Melg. et *Sturmia scutellata* Rond.). *C. R. hebdom. Soc. Biol.*, 78, 1915, p. 717-721, fig. 1-5.
- 1923a — Recherches sur la biologie des Diptères parasites. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 57, 1923, p. 174-237.
- 1923b — Recherches sur les Diptères parasites. Les larves premières des Tachinidae du groupe des Echinomyiinae. *Ann. des Épiphyties*, 9 (1922) 1923, p. 137-201 (Incl. pl. I-XII).
- 1930a — Entomophagous parasites and phagocytes. *Nature*, 125, 1930, p. 167.
- 1930b — Reaction of the phagocytes of Arthropods to their internal insect parasites. *Ibid.*, 125, 1930, p. 565-566.
- 1934 — The Tachinid parasites of Wood-lice. *Parasitology*, 26, 1934, p. 378-448, fig.-texte 1-5, pl. XV-XXII.
- 1939 — Biological control and the theories of the interactions of populations. *Ibid.*, 31, 1939, p. 299-388, 1 fig.
- 1944 — A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Sect. 1 (Parasite Host catalogue), Part 3 (Parasites of Hemiptera). In-4°, Belleville, Ontario (Imper. Agric. Bur., Inst. of Entom., Paras. serv.), 1944, v + 149 p. (1^{ère} édition — 2^e édition, 1950).
- 1951 — A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Sect. 2 (Host Parasite Catalogue), Part 1 (Host of the Coleoptera and Diptera). In-4°, Belleville, Ontario (Commonw. Inst. of Biol. Contr.), 1951, ii + 147 p.
- THOMSEN (Mathias) — 1935 — A comparative study of the development of the Stomoxydinae (Especially *Haematobia stimulans* Meigen) with remarks on other coprophagous Muscidae. *Proc. zool. Soc. London*, 1935, p. 531-550, pl. I-VIII.
- TIENSOU (L.) — 1939 — Die Arthropodenfauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reise von Prof. Dr. O. Lundblad, Juli-August 1935. XII — Diptera: Muscidae und Tachinidae. *Ark. f. Zool.*, 30 A, n° 22, 1939, p. 1-11, fig. 1-2.
- 1941 — *Brachyera* (Muscidae, Tachinidae). In *Enumeratio Insectorum Fenniae*, VI: Diptera, Helsingfors (Entomologiska Bytesförening), 1941, p. 32-43.
- 1945 — Tachinidae. In FREY (R.): Tiergeographische Studien über die Dipterenfauna der Azoren. I. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. *Comment. biol., Soc. sc. fenn.*, 8, n° 10, 1945, p. 108-112.
- TIMON-DAVID (Jean) — 1937 — Recherches sur le peuplement des hautes montagnes. Diptères de la vallée de Chamonix et du massif du Mont Blanc. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 2^e sér., 10, 1937, p. 7-54, fig. 1-14. (= *Trav. du Lab. Marion et du Lab. de Zool.*, fasc. 3, 1937, p. 7-54, fig. 1-14).
- 1950 — Diptères des Pyrénées arlégoises. Notes écologiques et biogéographiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 85, 1950, p. 11-25.
- TISCHLER (Wolfgang) — 1937 — Untersuchungen über Wanzen an Getreide. *Arch. d. phys. u. angew. Ent. aus Berlin-Dahlem*, 4, 1937, p. 193-231, fig.-texte 1-13, pl. 3-5.
- 1938 — Zur Ökologie der wichtigsten in Deutschland an Getreide schädlichen Pentatomiden. I. *Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere*, 34, 1938, p. 317-366, fig. 1-14.
- 1939a — Zur Ökologie der wichtigsten in Deutschland an Getreide schädlichen Pentatomiden. II. *Ibid.*, 35, 1939, p. 251-287, fig. 1-10.
- 1939b — [Discussion de la communication de O. MICHALK]. VII. *int. Kongr. Ent., Berlin 1938, Verh.*, 2, 1939, p. 1276.

- — 1949 — Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. I vol. in-8, Braunachweig (Friedr. Vieweg u. Sohn), 1949, vii + 220 p., fig. 1-85.
- TOTTELL (John D.) — 1922 — The natural control of the Fall Webworm (*Hyphantria cunea* Drury) in Canada, together with an account of its several parasites. *Dom. of Canada, Dept. Agric., Bull. new ser. (technical)*, n° 3, 1922, p. 1-107, fig. 1-99, pl. I-VI.
- TOTTELL (John D.), TAYLOR (T. H. C.) & PAINE (R. W.) — 1930 — The coconut moth in Fiji. A history of its control by means of parasites. I vol. in-8, London (Imp. Bur. of Entom.), 1930, vii + 269 p., 34 pl. (+ légende), 1 carte frontispice.
- TOURNIER (Henri) — 1889-1890 — Diptères — Matériaux pour contribuer à une faune suisse. *J. Entom. genev.*, I, 1889-1890, p. 19-22, 46-48, 70-72, 116-118, 141-142, 179-182, 224-228.
- TOWNSEND (Charles Henry Tyler) — *Manual of Myology in twelve parts*, 12 vol. in-8, Itaquaquecetuba, São Paulo, Brasil (Ch. Townsend & filhos).
- — *Man. I* — 1934 — Part I: Development and structure. 1934, p. 1-280 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 277-280).
- — *Man. II* — 1935 — Part II: Muscoid classification and habits. 1935, p. 1-296, pl. 1-9 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 291-296).
- — *Man. III* — 1936 — Part III: Cestroid classification and habits. *Gymnosomatidae* to *Tachinidae*. 1936, p. 1-255 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 251-255).
- — *Man. IV* — 1936 — Part IV: Cestroid classification and habits. *Deriidae* and *Exoristidae*. 1936, p. 1-309 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 305-309).
- — *Man. VII* — 1938 — Part VII: Cestroid generic diagnoses and data — *Gymnosomatini* to *Senostomatini*. 1938, p. 1-434 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 429-434).
- — *Man. XI* — 1941 — Part XI: Cestroid generic diagnoses and data. *Goniini* to *Trypherini*. 1941, p. 1-342 (Incl. Addenda et corrigenda, p. 331-342).
- — *Man. XII* — 1942 — Part XII: General consideration of the Cestromuscaria. 1942, p. 1-349 + 1-8 (Addenda et corrigenda) + note to the plates (1 p.) + frontispice + pl. 1-6 (in text) et 7-84 (h. t.).
- TOWNSEND (Charles Henry Tyler) — 1891 — Notes on North American *Tachinidae* sens str. with descriptions of new genera and species. Paper 11. *Trans. amer. Ent. Soc.*, 18, 1891, p. 349-382.
- — 1893 — Hosts of North American *Tachinidae*, etc. I. — *Psyche*, 6, 1893, p. 466-468
- — 1897a — Contributions from the New Mexico biological Station. N° 2. On a collection of *Diptera* from the lowlands of the Rio Nautla in the State of Vera Cruz. *Ann. n. Mag. Nat. Hist.*, ser. 6, 19, 1897, p. 16-34.
- — 1897b — Contributions from the New Mexico biological Station. N° 2 (continued). On a collection of *Diptera* from the lowlands of the Rio Nautla, in the State of Vera Cruz. *Ibid.*, ser. 6, 20, 1897, p. 19-33, 272-291.
- — 1908 — The taxonomy of the muscoid flies, including descriptions of new genera and species. *Smithson. misc. Coll.*, 51, n° 2 (n° 1803), 1908, p. 1-138.
- — 1911a — Announcement of further results secured in the study of Muscoid flies. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 4, 1911, p. 127-152.
- — 1911b — Review of work by Panell and Portehnski on reproductive and early stages characters of muscoid flies. *Proc. ent. Soc. Washington*, 13, 1911, p. 151-170.
- — 1912a — A readjustment of Muscoid names. *Ibid.*, 14, 1912, p. 45-53.
- — 1912b — Descriptions of new genera and species of muscoid flies from the andean and pacific coast regions of South America. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 43 (n° 1935), 1912, p. 301-367.
- — 1913 — Muscoid parasites of the cotton-stalner and other *Lygaeids*. *Psyche*, 20, 1913, p. 91-94.
- — 1915a — On proper generic concepts. *Ann. ent. Soc. America*, 8, 1915, p. 85-90.
- — 1915b — New neotropical muscoid flies. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 49 (n° 2115), 1915, p. 405-440.
- — 1916a — Designations of muscoid genotypes, with new genera and species. *Insector insectiferae mensstruus (A monthly Journal of Entomology)*, 4, 1916, p. 4-12.
- — 1916b — Non-intentional dispersal of muscoid species by man, with particular reference to tachinid species. *Proc. ent. Soc. Washington*, 18, 1916, p. 18-20.
- — 1916c — New and noteworthy brazilian *Muscoidea* collected by Herbert H. Smith. *Bull. amer. Mus. Nat. Hist.*, 35, 1916, p. 15-22.
- — 1927 — Synopse dos generos muscoideos da região humida tropical da America, com generos e especies novas. *Revista do Mus. paulista*, 16, 1927, p. 205-385 + 1 carte + 3 pl. photogr. h. t.

- 1928 — On the structure, host habit, affinity and geographic range of *Beskia* (Dipt. Tachinidae). *Ent. News*, 39, 1928, p. 150-151.
- 1931 — Notes on american Oestromuscoid types. *Revisita de Ent.*, 1, 1931, p. 65-104, 157-183.
- 1932 — Notes on old world Oestromuscoid types. II. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, 9, 1932, p. 35-37.
- 1936a — Notes on Aldrich's 1926 species of *Cyindromyia* (Dipt.). *Revisita de Ent.*, 6, 1936, p. 488.
- 1936b — A new *Phasiinae* parasite of *Dysdercus*. *Ibid.*, 6, 1936, p. 489.
- 1937 — New flies parasites of *Dysdercus*. *Ibid.*, 7, 1937, p. 316-318.
- 1938 — Further fly parasites of *Heteroptera*. *Ibid.*, 8, 1938, p. 204, 347-348.
- 1940 — New Oestroid flies from Brazil. *Ibid.*, 11, 1940, p. 889-894.
- 1942 — Two new reared South American flies. *Ibid.*, 13, 1942, p. 438-439.
- TROUKHANOV (I. F.) — 1947 — [Morphologie d'*Eurygaster integriceps*]. *Vriednaia Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 1, 1947, p. 10-34, fig. 1-16 (en russe).
- TUCCHINI (Giuseppe) — 1911 — Saggio di un catalogo dei ditteri della provincia di Roma. Parte terza. *Cyclorhapha Schizophora*. *Boll. Soc. zool. ital.*, 20 (= ser. 2, 12), 1911, p. 191-227.
- UPPEN (R. W. J.) — 1959 — [C. R. d'excursion à] Ham Street, Kent, 14th June, 1958. *Proc. a. Trans. S. London ent. nat. hist. Soc.*, (1958), 1959, p. 71-72.
- USHATINSKAIA (R. S.) — 1955 — [Particularités physiologiques d'*Eurygaster integriceps* Put. durant la période de repos dans les gîtes d'hivernage en montagne et en plaine]. *Vriednaia Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 3, 1955, p. 134-170 (en russe).
- VAN EMDEN (Fritz I.) — 1944 — Keys to the Ethiopian Tachinidae. I. — *Phasiinae*. *Proc. zool. Soc. London*, 114, 1944, p. 389-436, pl. I-III (= fig. 1-41).
- 1950 — Dipterous parasites of *Coleoptera*. *Entom. monthl. Mag.*, 86, 1950, p. 182-206.
- 1954 — *Diptera: Cyclorhapha, Calyptata*. (I); Section (a). *Tachinidae and Calliphoridae. Handbooks for the identification of British Insects*, 10, Pt 4, London (R. ent. Soc.), 1954, p. 1-133, fig. 1-42.
- VAN EMDEN (Fritz I.) & HENNIN (Willm) — 1956 — *Diptera*. In: TUXEN (S. L.): *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. 1 vol. in-8, Copenhagen (Ejnar Munksgaard), 1956, p. 111-122, fig. 133-134.
- VAN GAYER (F.) & TIMON-DAVID (Jenn) — 1928 — Études sur les Diptères brachycères des environs de Marseille. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 97, 1928, p. 1-17.
- VARLEY (G. C.) & GRADWELL (G. R.) — 1958 — Oak defoliators in England. *Xth int. Congr. Entom.*, Montréal 1956, *Proc.*, 4, 1958, p. 133-136.
- VASSILIEV (I. V.) — 1913 — [*Eurygaster integriceps* Put. et nouvelles méthodes pour la connaître à l'aide des parasites]. *Travaux du Bureau entom.*, Comité scient. Ministère Agric. et Domaines, vol. IV, n° 11, Saint Petersburg 1913, 81 p., fig. 1-31 (en russe). (1^{ère} édition en 1904. Consulté dans la 3^e édit., 1913.)
- VAVSIÈRE (Paul) — 1961 — L'entomologiste agricole. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 85 (1960), 1961, p. 302-312.
- VERBEKE (J.) — 1960 — *Diptera Tachinidae*. In: Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale (P. Basilewsky & N. Leleup, 1957). *Ann. Mus. Congo Tervuren*, sér. in-8, *Zool.*, 88, 1960, p. 333-344, fig. 1-10.
- VIKTOROV (G. A.) — 1960a — [Développement individuel et écologie de la Phasie dorée, *Clytiomyia hellow F.* (Diptera, Larvaevoridae)]. *Vriednaia Tsherepashka* (édit. Akad. Nauk SSSR), 4, 1960, p. 98-119, fig. 1-9 (en russe).
- 1960b — [Les facteurs de la dynamique de l'abondance d'*Eurygaster integriceps* Put. au Kouban au cours des années 1956-1958]. *Ibid.*, 4, 1960, p. 222-236 (en russe).
- 1962 — Causes of low of numbers *Eurygaster integriceps* Put. in some regions of the Transcaucasus. *Zoologhitsuesskii Zhurnal*, 41, 1962, p. 63-76, fig. 1 (en russe, résumé anglais).
- VIKTOROV (G. A.) & KOZHARINA (N. F.) — 1961 — Alimentary relations of some *Phasiinae* species (Diptera, Larvaevoridae) with the little tortoise bug and other bugs in Krasnodar territory. *Ibid.*, 40, 1961, p. 52-59 (en russe, résumé anglais).
- VILLENEUVE (Joseph — de JANTI) — 1901 — Sur *Medoria digramma* Melg. (Dipt.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1901, p. 48-49.
- 1903 — Étude sur quelques Diptères. *Ibid.*, 1903, p. 193-194.
- 1907a — Contribution au Catalogue des Diptères de France. *Feuille des j. Naturalistes*, 38, 1907, p. 12-16, 35-39.

- - 1909 - Variations chez quelques Diptères Tachinaires. *Wien ent. Zeitung*, 28, 1909, p. 333-338.
- - 1910 - Quelques mots sur les espèces du genre *Myobia* R. D. (Diptères). *Feuille des J. Naturalistes*, 41, 1910, p. 21-23.
- - 1911 - Dipterologische Sammelreise nach Korsika (*Dipl.*), ausgeführt im Mai und Juni 1907 von Th. BECKER, A. KUNTZE, J. SCHNABL und J. VILLENEUVE. Schluss : *Tachinidae*. — *Deutsche ent. Zeitschr.*, 1911, p. 117-130, fig. 1-3.
- - 1918 - De quelques Myodales d'Afrique. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 86, (1917) 1918, p. 503-508.
- - 1923 - Descriptions de *Phasiinae* nouveaux (*Dipl.*). *Rev. zool. africaine*, 11, 1923, p. 78-81.
- - 1924a - Contribution à la classification des *Tachinidae* paléarctiques. *Ann. Sc. Nat., Zoologie, sér. 10*, 7, 1924, p. 5-39, fig. 1-7.
- - 1924b - Diptères nouveaux. *Diptera (Encycl. ent., sér. B II)*, 1, 1924, p. 5-8.
- - 1929 - Propos dipterologiques. *Bull. et Ann. Soc. ent. Belg.*, 69, 1929, p. 103-105, 181-187.
- - 1930a - Propos dipterologiques (*suite*). *Ibid.*, 70, 1930, p. 41-45.
- - 1930b - *Museidae*. In WERNER (F.) : Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Westalgerien und Marokko. 111. Teil. *Sitz.-Ber. d. math. naturw. Kl., Akad. Wien*, 139, Abt. I, 1930, p. 6.
- - 1931 - Aperçu critique sur le mémoire de P. STEIN : « Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas ». *Konowia*, 10, 1931, p. 47-74.
- - 1932 - Notes dipterologiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 37, 1932, p. 271-272.
- - 1933 - Contribution à la classification des *Tachinariae* paléarctiques. *V^e Congr. int. Ent., Paris 1932, Travaux*, 2, 1933, p. 243-255.
- - 1935a - Surprises et incertitudes en entomologie. *Conférence des Soc. Sav., III. et art. de Seine et Oise, 12^e session, Versailles 1934 - C. R. des Travaux*, 1935, p. 104-107.
- - 1935b - Sur le genre *Mormonomyia* Br. Berg. (*Dipl.*). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1935, p. 251-253.
- - 1936a - Schwedisch-Chinesische wissenschaftliche Expedition nach den Nordwestlichen Provinzen Chinas. 52. *Diptera* 16, *Museidae*. *Ark. f. Zool.*, 27 A, n° 34, 1936, p. 1-13.
- - 1936b - Notes sur quelques *Larvaevoridae* africains. *Bull. Mus. r. Hist. Nat. Belg.*, 12, n° 12, 1936, p. 1-5.
- - 1936c - Myodales supérieurs africains récoltés à Kampala (Uganda), par M. H. HARGREAVES. *Bull. et Ann. Soc. ent. Belg.*, 76, 1936, p. 415-419, fig. 1.
- - 1941 - De quelques espèces africaines inédites du genre *Linnaemyia* R. D. (*Dipl. Tachinidae*). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 46, 1941, p. 107-110 (v. note, p. 110).
- - 1943 - Myodales supérieurs nouveaux (*Dipl.*). *Ibid.*, 48, 1943, p. 144-145.
- VILLERS (Charles Joseph de —) - 1789 - Caroll Linnæi entomologia, faunae suecicae descriptionibus aucta... Tomus tertius. In-8, Lugduni 1789, p. 1-657, 3 pl. dépliantes.
- WALHEIN (E.) - 1935 - Diptères rares ou peu communs capturés aux environs de Versailles. *Bull. Soc. Sc. Nat. Seine-et-Oise, sér. 3*, 3, 1935, p. 29-31.
- WALKER (Ilse) - 1959 - Die Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegen die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei* Weid. *Rev. suisse Zool.*, 66, 1959, p. 569-632, fig. 1-16.
- - 1961 - *Drosophila* und *Pseudeucoila* II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges. *Ibid.*, 68 (2), 1961, p. 252-263, fig. 1-3.
- WEBER (Hermann) - 1930 - Biologie der Hemipteren. 1 vol. in-8, Berlin (J. Springer, Biologische Studienbücher XI), 1930, p. vii + 1-543, fig. 1-329.
- WEED (C. M.) & GONRADI (A. F.) - 1902 - The squash bug. *New Hampshire College, agr. exp. Sta., Bull.* 89, 1902, p. 15-28, fig. 1-2.
- WEED-FEIFFER (Isabelle) - 1945 - Effect of the corpora allata on the metabolism of adult female grasshoppers. *Journ. exp. Zool.*, 99, 1945, p. 183-233, fig. 1-6.
- WEIDLING (Kurt) - 1928 - Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und -Grösse einiger Dipteren durch Hunger im Larvenstadium mit einigen Beobachtungen über die Chaetotaxis der Hungertiere und über den Einfluss verschiedener physikalischer und chemischer Einwirkungen auf den Entwicklungsgang dieser Tiere. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 14, 1928, p. 69-85, fig. 1-5.
- WENGENMAYR (Xaver) - 1931 - Dipteren aus Bayern, besonders Schwaben (einschliesslich des Donautales). *Ber. naturw. Ver. f. Schwaben u. Neuburg, Augsburg*, 49, 1931, p. 18-80.

- WERNER (F.) - 1927 - Zur Kenntnis der Fauna einer xerothermischen Lokalität in Niederösterreich (Unteres Kamptal). *Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere*, 9, 1927, p. 1-96, fig. 1-18.
- WESTWOOD (J. O.) - 1840 - Synopsis of the genera of british insects. [Appendice à] An introduction to the modern classification of insects, t. 2, London, 1840, p. (pagination spéciale) 1-158.
- WICK (James R.) & BONHAG (Phillip F.) - 1955 - Postembryonic development of the ovaries of *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Journ. of Morphol.*, 96, 1955, p. 31-59 (incl. pl. 1-4 = fig. 1-7).
- WIGOLESWORTH (V. B.) - 1936 - The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. Journ. micr. Sc.*, 79, 1936, p. 91-121, pl. 4-5, fig.-texte 1-13.
- - 1948 - The functions of the corpus allatum in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Journ. exp. Biol.*, 25, 1948, p. 1-14, 1 pl., fig. t-4.
- - 1954 - The physiology of insect metamorphosis. 1 vol. in-8, Cambridge (University press, Cambridge monographs in experimental biology, n° 1), 1954, 152 p., fig. 1-45, pl. 1-14.
- - 1955 - The endocrine chain in an insect. *Nature*, 175, 1955, p. 338, 1 fig.
- - 1956 - The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. Journ. micr. Sci.*, 97, 1956, p. 89-98, fig. 1-5.
- - 1959 - Insect blood cells. *Ann. Rev. of Ent.*, 4, 1959, p. 1-16.
- WILSON (G. F.) - 1926 - Insect visitors to sap-exudations of trees. *Trans. ent. Soc. London*, 74, 1926, p. 243-253, pl. LXXV-LXVII, 1 fig.
- WILSON (G. F.) & SNOWBALL (G. J.) - 1959 - Some effects of temperature on the diurnal periodicity of adult emergence in *Trichopoda pennipes* (Diptera: Tachinidae). *Austral. Journ. Zool.*, 7, 1959, p. 1-6, fig. 1-2.
- WITTRÖCK (Velt Brecher) - 1897 - Viola Studier 1. *Acta Horti Bergiani*, Stockholm, 2, n° 1, 1897, 142 p., pl. I-XIV (en suédois).
- WOODWARD (T. E.) - 1952 - Studies on the reproductive cycle of three species of British *Heteroptera*, with special reference to the overwintering stages. *Trans. r. ent. Soc. London*, 103, 1952, p. 171-218, fig. 1-15.
- WORTHLEY (Harlan N.) - 1924 - The biology of *Trichopoda pennipes* Fab. (Diptera, Tachinidae), a parasite of the common squash bug. *Psyche*, 31, 1924, p. 7-16, 57-77, pl. 1-IV.
- WULF (Frederik Maurits van der —) - 1888-1903 - *Diptera*, vol. II. In *Biologia Centrali Americana*: contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America. 1 vol. in-4°, London 1888-1903, p. 1-489, 13 pl. color. (cahiers datés).
- XAMBEU (Vincent) - 1905 - [Phasiinae]. In: Faune entomologique des Pyrénées-Orientales (suite). *L'Echange*, 21^e ann., 1905, Suppl., p. 185-186.
- - 1909 - Anomalies. Variétés. Aberrations. Cas particuliers. *Ibid.*, 1909, n° 295, p. 5-6.
- YAKHONTOV (V. V.) - 1929 - [Liste des ennemis des plantes cultivées de la région de Boukhara et de leurs parasites et prédateurs]. *Trudy Shirabudn'skoj opitnoj s.-kh. Stantsii* [Works of the agric. exper. Station of Old Boukhara (Chiraboudin)], n° 2, 1929, p. 1-46, fig. t-12 (en russe et p.p. en anglais).
- YANG (We-I) - 1939 - A revision of chinese Urostyliid insects (Heteroptera). *Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Zool. Ser.*, 9, n° 1, 1939, p. 5-66, fig. 1-35.
- YERBURY (Johan William) - 1902 - A list of the *Diptera* met with in Cork and Kerry during the summer of 1901... *Irish Nat.*, 11, 1902, p. 74-93.
- ZAKHVATKIN (A. A.) - 1954 - [Les Parasites d'Acridiens de la région de FAngara]. *Troudy vsiess. entom. Obshchestva*, 44, 1954, p. 240-300, fig. 1-30 (en russe).
- ZANONERI (P.) - 1950 - l'auna di Romagna. Ditteri. *Mem. Soc. ent. Ital.* 29, 1950, p. 68-95.
- ZAVATTARI (Ed.) - 1934 - Prodrómo della fauna della Libia. 1 vol. in-8, Pavia (Ministero d. Colonie e R. Univ. di Pavia), 1934, p. viii + 1284.
- ZETTERSTEDT (Johan Wilhelm) - 1844 - *Diptera Scandinaviae disposita et descripta*. T. III, Lund 1844, p. 895-1280.
- - 1845 - *Diptera Scandinaviae disposita et descripta*. T. IV, Lund 1845, p. 1281-1738.
- - 1859 - *Diptera Scandinaviae disposita et descripta*. T. XIII, Lund 1859, p. xvi + 4943-6190.

- ZIMMERMAN (Elwood C.) - 1948 - Insects of Hawaii. Vol. III. *Heteroptera*. In-4°, Honolulu (Univ. Haw. Press), 1948, 255 p., fig. 1-110.
- ZNAMENSKY (A. V.) - 1926 - [Les insectes nuisibles à l'agriculture. Partie 1. Fléaux des céréales]. *Travaux (Troudy) de la Station agricole expérimentale de Pollava, Sect. Entom.*, n° 60, 1926, p. 1-296, fig. 1-118, 7 pl. couleurs (en russe) (non consulté; cité d'après TISCHLER, 1938 : 351).
- ZOEBELEIN (Gerhard) - 1956 - Der Honigtau als Nahrung der Insekten. *Zeitschr. f. angew. Ent.*, 38, H. 4, 1956, p. 369-416; 39, H. 2, 1956, p. 129-167, fig. 1-41.
- ZWÖLFER (Wilhelm) - 1930 - Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens. I. Untersuchungen zur Epidemiologie der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. (*Hemipt. Hel.*). *Ibid.*, 17, H. 2, 1930, p. 227-252, fig. 1-11.
- - 1932 - Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleasiens. II. Ueber die Beziehungen der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. zu biotischen Umweltfaktoren. (Nebst Bemerkungen über deren praktische Verwertbarkeit). *Ibid.*, 19, H. 2, 1932, p. 161-187, fig. 1-8.
-

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

| | | | |
|--------------------|----|---------------------|---------|
| Fig. 1-8 | 41 | Fig. 39-40. | 79 |
| — 9-10. | 44 | — 41-43. | 82 |
| — 11-12. | 47 | — 44-45. | 83 |
| — 13 | 48 | — 46 | 84 |
| — 14 | 49 | — 47-48. | 112 |
| — 15-17. | 50 | — 49-52. | 115 |
| — 18-19. | 52 | — 53-54. | 117 |
| — 20-21. | 53 | — 55 | 198-199 |
| — 22 | 54 | — 56-63. | 227 |
| — 23-26. | 55 | — 64 | 231 |
| — 27 | 56 | — 65-66. | 245 |
| — 28-30. | 57 | — 67-68. | 264 |
| — 31-32. | 58 | — 69-71. | 318 |
| — 33 | 59 | — 72 | 327 |
| — 34-35. | 60 | — 73 | 381 |
| — 36-38. | 71 | | |

TABLEAUX

| | | | |
|-------------------|-----|-------------------|---------|
| Tabl. A | 27 | Tabl. M | 292 |
| — B | 42 | — N | 306 |
| — C | 139 | — O | 365 |
| — D | 157 | — P | 367 |
| — E | 216 | — Q | 368-369 |
| — F | 254 | — R | 372-373 |
| — G | 257 | — S | 376-377 |
| — H | 260 | — T | 379 |
| — J | 272 | — U | 397 |
| — K | 284 | — V | 404 |
| — L | 286 | — W | 406 |

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|----|
| SOMMAIRE | 1 |
| AVANT-PROPOS | 3 |
| CHAPITRE PREMIER - TECHNIQUES ET MÉTHODES D'ÉTUDE | 11 |
| INTRODUCTION | 11 |
| A - ÉTUDE A PARTIR DES HÔTES | 12 |
| 1 - Éléments de la connaissance des hôtes | 13 |
| 2 - Examen externe des hôtes | 13 |
| a - Signes extérieurs du parasitisme : 14 - b - Présence des œufs : 14 - c - Lésions dues au départ d'une larve : 15. | |
| 3 - Dissection des hôtes | 15 |
| a - Remarques générales : 15 - b - Recherche des larves vivantes : 15 - c - Recherche des larves mortes : 16 - d - Recherche des exuvies : 16. | |
| 4 - Élevage des larves parasites | 17 |
| 5 - Méthode ascendante d'identification des matériaux | 18 |
| B - ÉTUDE A PARTIR DES IMAGOS DE <i>Phasiinae</i> | 19 |
| 1 - Utilisation des imagos de collection | 19 |
| 2 - Utilisation des imagos vivants | 20 |
| a - Récolte des imagos dans la nature : 20 - b - Dissection des imagos de <i>Phasiinae</i> : 20 - c - Conservation et alimentation des imagos vivants : 20. | |
| 3 - Utilisation des œufs vivants | 21 |
| a - Obtention des œufs vivants : 21 - b - Incubation <i>in vitro</i> : 21. | |
| 4 - Infestation contrôlée <i>in vitro</i> | 22 |
| 5 - Méthode descendante d'identification des matériaux | 23 |
| C - PRÉPARATION DES MATÉRIAUX | 23 |
| 1 - Le milieu de Berlese | 23 |
| a - Préparation : 23 - b - Emploi : 24. | |
| 2 - Préparation des œufs | 25 |
| 3 - Préparation des larves et exuvies | 25 |
| 4 - Préparations diverses | 26 |
| D - LE MATÉRIEL UTILISÉ ET SON INDEXATION | 26 |
| E - DOCUMENTATION ET CITATIONS | 28 |
| 1 - Utilité d'une documentation exhaustive | 28 |
| 2 - Travaux utilisés et citations | 29 |
| a - Travaux utilisés : 29 - b - Citations des catégories taxinomiques : 30 - c - Citations des observations des auteurs : 30. | |
| RÉSUMÉ | 31 |

| | |
|--|----|
| CHAPITRE II - DIVERSITÉ ET HOMOGENÉITÉ DES <i>PHASIINAE</i> . . . | 32 |
| INTRODUCTION | 32 |
| A - DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DES <i>Phasiinae</i> | 33 |
| 1 - Morphologie de l'abdomen et des genitalia | 34 |
| a - Abdomen et genitalia mâles : 35 - b - Abdomen et genitalia femelles : 37. | |
| 2 - Les œufs. | 40 |
| a - Œufs cylindriques injectés dans l'hôte : 41 - b - Œufs plan- convexes collés sur l'hôte : 43. | |
| 3 - Les larves. | 45 |
| a - Larves I : 46 - b - Larves II : 51 - c - Larves III : 56. | |
| B - HOMOGENÉITÉ BIOLOGIQUE DES <i>Phasiinae</i> | 61 |
| 1 - Généralité de la cimicophagie | 61 |
| 2 - Les prétendues exceptions à la cimicophagie | 62 |
| 3 - Signification de la cimicophagie | 65 |
| RÉSUMÉ | 66 |
| CHAPITRE III - ESQUISSE D'UNE CLASSIFICATION DES <i>PHASIINAE</i> | 67 |
| INTRODUCTION | 67 |
| A - SOUS-TRIBUS DE POSITION TAXINOMIQUE CONNUE | 69 |
| 1 - Tribu <i>Leucostomatini</i> | 69 |
| a - Sous-tribu <i>Leucostomalina</i> : 69 - b - Sous-tribu <i>Cinochirina</i> : 72. | |
| 2 - Tribu <i>Cylindromyitini</i> | 73 |
| a - Sous-tribu <i>Cylindromyitina</i> : 73 - b - Sous-tribu <i>Phaniina</i> : 75. | |
| 3 - Tribu <i>Allophorini</i> | 77 |
| a - Sous-tribu <i>Allophorina</i> : 77 - b - Sous-tribu <i>Helomyitina</i> : 80. | |
| 4 - Tribu <i>Ectophasiini</i> | 81 |
| a - Sous-tribu <i>Ectophasiina</i> : 81 - b - Sous-tribu <i>Gymnosoma-</i> <i>tina</i> : 85. | |
| B - SOUS-TRIBUS <i>incertae sedis</i> | 87 |
| a - Sous-tribu <i>Hermytina</i> : 87 - b - Sous-tribu <i>Trichopodina</i> : 88 | |
| c - Sous-tribu <i>Cylindrophasiina</i> : 90 - d - Sous-tribu <i>Acauto-</i> <i>nina</i> : 91. | |
| C - TAXA PUREMENT NOMINAUX | 91 |
| RÉSUMÉ | 93 |
| CHAPITRE IV - LES ESPÈCES OUEST-PALÉARCTIQUES ET LEURS HÔTES | 94 |
| INTRODUCTION | 94 |
| A - INVENTAIRE DES ESPÈCES ET DE LEURS HÔTES | 96 |
| 1 - Tribu <i>Leucostomatini</i> | 96 |
| a - Sous-tribu <i>Leucostomalina</i> : 96 - b - Sous-tribu <i>Cinochirina</i> : 98. | |
| 2 - Tribu <i>Cylindromyitini</i> | 99 |
| a - Sous-tribu <i>Cylindromyitina</i> : 99 - b - Sous-tribu <i>Phaniina</i> : 102. | |

| | |
|--|-----|
| 3 - Tribu <i>Allophorini</i> | 105 |
| <i>a</i> - Sous-tribu <i>Allophorina</i> : 105 - <i>b</i> - Sous-tribu <i>Helomyiina</i> : 107. | |
| 4 - Tribu <i>Ectophasiini</i> | 108 |
| <i>a</i> - Sous-tribu <i>Ectophasiina</i> : 108 - <i>b</i> - Sous-tribu <i>Gymnosomatina</i> : 114. | |
| 5 - <i>Incertae sedis</i> | 118 |
| B - LES HÉTÉROPTÈRES PALÉARCTIQUES ET LEURS <i>Phasiinae</i> PARASITES | 119 |
| 1 - Hôtes n'appartenant pas aux <i>Pentatomoidea</i> | 119 |
| 2 - Hôtes de la superfamille <i>Pentatomoidea</i> | 122 |
| C - CLÉS POUR LA DÉTERMINATION DES ESPÈCES CRYPTIQUES | 125 |
| 1 - <i>Dionaea</i> et affines | 125 |
| 2 - <i>Leucostoma</i> | 126 |
| 3 - <i>Cylindromyia</i> et affines | 127 |
| 4 - <i>Weberia</i> | 129 |
| 5 - <i>Clytiomyia s.l.</i> | 130 |
| RÉSUMÉ | 131 |
| | |
| CHAPITRE V - LES PHASIINAE DANS LE MILIEU NATUREL | 133 |
| INTRODUCTION | 134 |
| A - CHOROLOGIE DES <i>Phasiinae</i> PALÉARCTIQUES | 135 |
| 1 - Distribution géographique | 135 |
| <i>a</i> - Sources bibliographiques : 135 - <i>b</i> - Types de distribution des <i>Phasiinae</i> d'Europe : 136 - <i>c</i> - Limites de la distribution des <i>Phasiinae</i> paléarctiques : 141. | |
| 2 - Distribution altitudinale | 142 |
| <i>a</i> - Europe : 142 - <i>b</i> - Afrique du Nord : 143 - <i>c</i> - Asie Centrale : 143. | |
| 3 - Écologie | 144 |
| <i>a</i> - Répartition selon les zones de végétation : 144 - <i>b</i> - Biotores fréquentés : 144. | |
| 4 - Facultés de dispersion | 145 |
| B - COMPORTEMENTS TROPHIQUE ET DE RELATION | 146 |
| 1 - Rythme nycthéral d'activité | 146 |
| <i>a</i> - Activité diurne : 146 - <i>b</i> - Repos nocturne : 147. | |
| 2 - Régime alimentaire | 148 |
| <i>a</i> - Besoins alimentaires : 148 - <i>b</i> - Alimentation extraflorale et floricole : 149 - <i>c</i> - Absence de spécificité florale : 150. | |
| 3 - Comportement de relation | 152 |
| <i>a</i> - Attitudes : 152 - <i>b</i> - Déplacements : 153. | |
| C - PHÉNOLOGIE EN ZONE TEMPÉRÉE | 154 |
| 1 - Insuffisances des données acquises | 154 |
| <i>a</i> - Imperfections diverses : 154 - <i>b</i> - Déformations systématiques : 155. | |
| 2 - Éléments de la phénologie des <i>Phasiinae</i> | 156 |
| <i>a</i> - Brèveté du cycle de développement et de reproduction : 156 - <i>b</i> - Influence des facteurs du milieu : 158. | |
| 3 - Nombre de générations annuelles | 159 |
| <i>a</i> - Les prétendus cycles univoltins : 160 - <i>b</i> - Généralité du bivoltinisme 162 - <i>c</i> - Possibilité du trivoltinisme : 162. | |

| | |
|--|-----|
| D - COÏNCIDENCE SPATIO-TEMPORELLE AVEC L'HÔTE | 163 |
| 1 - Coïncidence spatiale | 163 |
| 2 - Coïncidence phénologique | 164 |
| <i>a</i> - Contingence de la coïncidence phénologique : 164 - <i>b</i> - Modalités de la coïncidence phénologique : 164. | |
| E - ABONDANCE DES <i>Phasitinae</i> DANS LA NATURE | 165 |
| 1 - Exemples d'abondance des imagos | 166 |
| 2 - Taux de parasitisme | 167 |
| <i>a</i> - La notion de taux de parasitisme : 167 - <i>b</i> - Taux de parasitisme et abondance des <i>Phasitinae</i> : 169. | |
| 3 - Abondance relative des espèces | 170 |
| RÉSUMÉ | 170 |
| CHAPITRE VI - SEXUALITÉ; PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION | 172 |
| INTRODUCTION | 173 |
| A - SEXUALITÉ | 173 |
| 1 - <i>Sex-ratio</i> et déterminisme probable du sexe | 174 |
| 2 - Rapports des caractères morphologiques avec le sexe | 175 |
| <i>a</i> - Dimorphisme sexuel simple : 175 - <i>b</i> - Dimorphisme sexuel compliqué de pœclandrie : 177. | |
| B - ANATOMIE DU TRACTUS OËNITAL | 177 |
| 1 - Tractus génital mâle | 178 |
| 2 - Tractus génital femelle | 179 |
| <i>a</i> - Description anatomique d'ensemble : 179 - <i>b</i> - Absence d'utérus incubateur : 180 - <i>c</i> - La notion d'utérovgin : 181 - <i>d</i> - Musculature et fonctions du vagin : 182. | |
| C - ACCOUPLEMENT | 183 |
| 1 - Conditions physiologiques de l'accouplement | 184 |
| <i>a</i> - Absence de délai de maturation : 184 - <i>b</i> - Âge et nombre des partenaires : 184. | |
| 2 - Découverte du partenaire sexuel | 185 |
| <i>a</i> - Observations personnelles : 185 - <i>b</i> - Discussion : 186. | |
| 3 - Comportement de copulation | 187 |
| <i>a</i> - Observations des auteurs : 187 - <i>b</i> - Observations personnelles : 188. | |
| 4 - Aberrations de la reconnaissance du partenaire | 190 |
| D - PHYSIOLOGIE DE LA PONTE | 191 |
| 1 - Maturation des œufs | 193 |
| <i>a</i> - Caractéristiques de l'œuf mûr : 193 - <i>b</i> - Conditions de la maturation des œufs : 195. | |
| 2 - Descente des œufs dans les voies génitales | 196 |
| <i>a</i> - Orientation antéro-postérieure des œufs : 197 - <i>b</i> - Orientation dorso-ventrale des œufs : 197. | |
| 3 - Fécondation et ponte normales | 198 |
| <i>a</i> - Rythme de fécondation : 198 - <i>b</i> - Règle de l'oviparité : 200. | |
| 4 - Modalités de ponte et « groupes parasitiques » | 201 |
| 5 - Altérations des processus réguliers | 202 |
| <i>a</i> - Admission de l'œuf sans fécondation : 203 - <i>b</i> - Admission de l'œuf sans expulsion du précédent : 204. | |

| | |
|--|-----|
| E - CAPACITÉS REPRODUCTRICES DES FEMELLES | 204 |
| 1 - Nature des œufs expulsés | 204 |
| a - Anomalies morphologiques : 204 - b - Ponte de femelles vierges : 205. | |
| 2 - Rythme de ponte | 205 |
| a - Absence de période définie de ponte : 205 - b - Ponte journalière : 206. | |
| 3 - Fécondité | 207 |
| RÉSUMÉ | 207 |
| | |
| CHAPITRE VII - LES COMPORTEMENTS DE PONTE | 209 |
| INTRODUCTION | 209 |
| A - LA PONTE SUR L'HÔTE | 210 |
| 1 - Données publiées par les auteurs | 210 |
| a - Observations directes de la ponte : 210 - b - Position des œufs sur l'hôte : 212. | |
| 2 - Méthodes personnelles d'étude | 213 |
| a - Relevé des positions d'œufs : 213 - b - Relevé des orientations d'œufs : 214 - c - Expériences sur le comportement de ponte : 214 - d - Matériaux étudiés : 215. | |
| 3 - Comportement de la mouche | 216 |
| a - Plan de dépôt de l'œuf : 217 - b - Centrage de l'œuf : 218. | |
| 4 - Adhérence et orientation des œufs | 220 |
| a - Conditions de l'adhérence des œufs : 220 - b - Conditions de l'orientation des œufs : 221. | |
| 5 - La ponte sur l'hôte chez les <i>Phasiinae</i> paléarctiques | 223 |
| a - Étude du comportement des espèces : 223 - b - Signification des comportements de ponte : 234. | |
| B - LA PONTE DANS L'HÔTE | 237 |
| 1 - Remarques générales | 237 |
| 2 - Observations personnelles | 238 |
| a - Observations directes de la ponte dans l'hôte : 238 - b - Observations indirectes : 239. | |
| RÉSUMÉ | 240 |
| | |
| CHAPITRE VIII - DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF ET ÉCLOSION | 242 |
| INTRODUCTION | 242 |
| A - ŒUFS DÉPOSÉS SUR L'HÔTE | 243 |
| 1 - Adhérence de l'œuf à l'hôte | 243 |
| a - <i>Ectophasiini</i> : 243 - b - <i>Helomyia lateralis</i> : 244. | |
| 2 - Conditions et étapes du développement | 244 |
| a - Différenciation de la larve : 244 - b - Retournement de la larve : 245. | |
| 3 - Éclosion et pénétration dans l'hôte | 246 |
| a - <i>Ectophasiini</i> : 246 - b - <i>Helomyia lateralis</i> : 248. | |
| 4 - Durée de l'incubation | 248 |
| a - Méthode particulière d'étude : 248 - b - Résultats obtenus : 249 - c - Signification de la durée de l'incubation : 250. | |
| 5 - Les échecs de l'œuf et leur diagnostic | 251 |

| | |
|---|---------|
| 6 - Les échecs avant l'éclosion | 253 |
| <i>a</i> - Pertes d'œufs : 253 - <i>b</i> - Non-développement des œufs : 253 - <i>c</i> - Mort au cours du développement embryonnaire : 254. | |
| 7 - Les échecs au moment de l'éclosion | 255 |
| <i>a</i> - Circonstances et importance des échecs à l'éclosion : 255 - <i>b</i> - Pénétration des larves et propriétés des téguments : 256 - <i>c</i> - Conséquences du comportement de ponte : 258 - <i>d</i> - Contradictions entre ponte et éclosion : 261 - <i>e</i> - Cas particulier d' <i>Helomyia lateralis</i> : 261. | |
| B - ŒUFS INTRODUICTS DANS L'HÔTE | 262 |
| 1 - Conditions et étapes du développement | 263 |
| <i>a</i> - Conditions du développement : 263 - <i>b</i> - Différenciation de la larve : 264. | |
| 2 - Éclosion | 265 |
| 3 - Durée de l'incubation | 265 |
| 4 - Les échecs du développement de l'œuf | 266 |
| RÉSUMÉ. | 266 |
| CHAPITRE IX - DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET NYMPHAL | 268 |
| INTRODUCTION | 268 |
| A - LE DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE TYPIQUE | 269 |
| 1 - La larve au stade I | 270 |
| <i>a</i> - Les phases du comportement : 270 - <i>b</i> - Durée du stade I : 271 - <i>c</i> - Signification physiologique du stade I : 273. | |
| 2 - La larve au stade II | 274 |
| <i>a</i> - Passage du stade I au stade II : 274 - <i>b</i> - Localisation et comportement de la larve II : 276 - <i>c</i> - Durée du stade II : 277 - <i>d</i> - Physiologie de la larve au stade II : 278. | |
| 3 - La larve au stade III. | 279 |
| <i>a</i> - Passage du stade II au stade III : 279 - <i>b</i> - Durée du stade III : 280 - <i>c</i> - Comportement et physiologie de la larve III : 281. | |
| 4 - Aspects globaux du développement larvaire | 283 |
| <i>a</i> - Durée totale du développement larvaire : 283 - <i>b</i> - Mortalité larvaire : 285. | |
| B - LES VARIANTES DU DÉVELOPPEMENT PARASITAIRE | 287 |
| 1 - Parasitisme dans l'hôte en hivernage | 287 |
| <i>a</i> - Généralité de l'hivernage dans l'hôte : 287 - <i>b</i> - Stade des larves hivernantes : 289 - <i>c</i> - Phases de l'hivernage dans l'hôte : 291. | |
| 2 - Parasitisme dans l'hôte préimaginal | 293 |
| <i>a</i> - Généralité et fréquence du phénomène : 293 - <i>b</i> - Stade du parasite dans l'hôte préimaginal : 294 - <i>c</i> - Conditions de l'inhibi- tion du développement du parasite : 296. | |
| 3 - Parasitisme dans l'hôte en estivation | 296 |
| <i>a</i> - L'estivailon chez les Hétéroptères : 296 - <i>b</i> - Les <i>Phasiinae</i> et l'hôte en estivation : 297. | |
| C - DÉVELOPPEMENT POST-PARASITAIRE | 299 |
| 1 - Abandon de l'hôte | 299 |
| <i>a</i> - Conditions de l'abandon de l'hôte : 299 - <i>b</i> - Préliminaires de l'abandon de l'hôte : 300 - <i>c</i> - Mécanisme de l'abandon de l'hôte : 301 - <i>d</i> - Sort des hôtes après le départ des parasites : 303. | |

| | |
|--|-----|
| 2 - Développement nymphal | 304 |
| <i>a</i> - La larve libre et la formation du puparium : 304 - <i>b</i> - Biologie nymphale : 305. | |
| 3 - Émergence imaginale et imaginalisation | 307 |
| <i>a</i> - Émergence imaginale : 308 - <i>b</i> - Imaginalisation : 308. | |
| RÉSUMÉ | 309 |
| | |
| CHAPITRE X - INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE | 311 |
| INTRODUCTION | 311 |
| A - ACTIONS DIRECTES DIVERSES | 313 |
| 1 - Réactions de défense | 314 |
| <i>a</i> - État actuel de la question : 314 - <i>b</i> - Réactions de défense vis-à-vis des <i>Phasiinae</i> : 316 - <i>c</i> - Hypothèses de travail : 321. | |
| 2 - Réactions d'obturation | 323 |
| B - SIPHON RESPIRATOIRE | 325 |
| 1 - Étude descriptive | 325 |
| <i>a</i> - Morphologie et structure du siphon : 325 - <i>b</i> - Origine et croissance du siphon : 328. | |
| 2 - Signification parasitologique du siphon | 330 |
| <i>a</i> - Siphon respiratoire et réactions de défense : 330 - <i>b</i> - Équilibre du siphon et du parasite : 332. | |
| C - ACTIONS INDIRECTES DIVERSES | 334 |
| D - CASTRATION PARASITAIRE DES FEMELLES | 336 |
| 1 - L'activité ovarienne chez les Hétéroptères | 337 |
| <i>a</i> - Phases de l'activité ovarienne : 337 - <i>b</i> - Facteurs de l'activité ovarienne : 338. | |
| 2 - Les faits de castration chez l'hôte femelle | 344 |
| <i>a</i> - Castration post-pubertaire : 342 - <i>b</i> - Castration prépubertaire : 344 - <i>c</i> - Effets accessoires : 346. | |
| 3 - Discussion | 347 |
| <i>a</i> - Traits généraux de la castration des Hétéroptères femelles : 347 - <i>b</i> - Mécanisme de la castration des Hétéroptères femelles : 348. | |
| E - CASTRATION PARASITAIRE DES MÂLES | 349 |
| 1 - L'activité génitale mâle chez les Hétéroptères | 349 |
| 2 - Les faits de castration chez l'hôte mâle | 351 |
| 3 - Discussion sommaire | 353 |
| RÉSUMÉ | 354 |
| | |
| CHAPITRE XI - ENNEMIS NATURELS DES <i>PHASIINAE</i> | 356 |
| INTRODUCTION | 356 |
| A - PRÉDATEURS DES IMAGS DE <i>Phasiinae</i> | 357 |
| 1 - Liste des prédateurs connus | 357 |
| <i>a</i> - Arachnides : 357 - <i>b</i> - Hétéroptères : 357 - <i>c</i> - Diptères Asilides : 358 - <i>d</i> - Hyménoptères Sphégoïdes : 358. | |
| 2 - Intérêt de recherches plus complètes | 358 |

| | |
|--|---------|
| B - CONCURRENTS CIMICOPHAGES DIVERS | 359 |
| 1 - Flagellés | 359 |
| 2 - Nématodes | 360 |
| 3 - Hyménoptères | 360 |
| C - CONCURRENCE XÉNIQUE ENTRE <i>Phasiinae</i> | 361 |
| 1 - Infestations simultanées | 361 |
| <i>a</i> - Divers types d'infestations simultanées : 361 - <i>b</i> - Causes des infestations simultanées : 363. | |
| 2 - Parasitisme simultané | 364 |
| <i>a</i> - Caractéristiques du parasitisme simultané : 364 - <i>b</i> - Processus d'élimination des larves surnuméraires : 375. | |
| D - PÉNILAMPIDES PARASITES DE <i>Phasiinae</i> | 380 |
| RÉSUMÉ | 382 |
| CHAPITRE XII - ÉLÉMENTS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE | 384 |
| INTRODUCTION | 384 |
| A - DEGRÉS D'EXTENSION DES WIRTSKREIS | 387 |
| 1 - Les documents utilisables | 387 |
| 2 - Les Wirtskreis des <i>Phasiinae</i> palénetiques | 388 |
| <i>a</i> - <i>Phasiinae</i> à Wirtskreis très étendu : 388 - <i>b</i> - <i>Phasiinae</i> à Wirtskreis moyennement étendu : 389 - <i>c</i> - <i>Phasiinae</i> à Wirtskreis restreint : 389. | |
| B - DÉCOUVERTE ET CHOIX DE L'HÔTE | 390 |
| 1 - Découverte de l'hôte dans le biotope | 390 |
| <i>a</i> - Localisation comparée des Hétéroptères et des <i>Phasiinae</i> : 390 | |
| <i>b</i> - Observations directes de la découverte de l'hôte : 392. | |
| 2 - Choix de l'espèce hôte | 394 |
| <i>a</i> - Les faits d'observation et leur interprétation : 394 - <i>b</i> - Résultats expérimentaux des auteurs : 395 - <i>c</i> - Résultats expérimentaux personnels : 396. | |
| 3 - Stade et sexe de l'hôte | 399 |
| <i>a</i> - Choix du stade de l'hôte : 399 - <i>b</i> - Sexe des hôtes parasités : 400. | |
| C - EXIGENCES XÉNIQUES DES LARVES | 401 |
| 1 - Spécificité larvaire et spécificité imaginale | 401 |
| 2 - Expériences personnelles | 402 |
| <i>a</i> - Expériences avec des hôtes Pyrrhocorides : 403 - <i>b</i> - Expériences avec <i>Ceresa bubalus</i> : 405 - <i>c</i> - Signification des résultats obtenus : 406. | |
| RÉSUMÉ | 407 |
| RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES | 409 |
| INDEX DES TRAVAUX CITÉS | 417 |
| TABLE DES ILLUSTRATIONS | 453 |
| TABLE DES MATIÈRES | 454 |

CONSEILLER
TECHNIQUE ET
ARTISTIQUE
L. MÉRY

Achévé d'imprimer le 15 janvier 1963.

Printed in France.

Le Directeur-Gérant : Prof. E. SLOVY.

Imp. LAUREY, 9, rue de Fleurus, Paris-VI^e. — 53421 - 1963.
Dépôt légal. — 1^{er} trimestre 1963.